ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 80
7
ИЮЛЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
1995

РОССИЙСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год
Основан в декабре 1916 г.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*), И. Ю. Сумерина (*отв. секретарь*), Ю. В. Гамалей, П. Л. Горчаковский, М. Ф. Данилова, Т. В. Егорова, С. Г. Жилин, В. С. Ипатов, Л. И. Орёл, М. Г. Пименов, В. Н. Тихомиров, Б. А. Юрцев, Г. П. Яковлев

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*), A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*), I. Yu. Sumerina (*Secretary*), Yu. V. Gamalej, P. L. Gorchakovsky, M. F. Danilova, T. V. Egorova, S. G. Zhilin, V. S. Ipatov, L. I. Oryol, M. G. Pimenov, V. N. Tikhomirov, B. A. Yurtsev, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Л. Н. Андреев (Москва), И. О. Байтулин (Алма-Ата), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург), Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток), Ч. Джеффри (Лондон), Р. В. Камелин (С.-Петербург), З. В. Карамышева (С.-Петербург), А. И. Малышев (Новосибирск), Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев), Х. Х. Трасс (Тарту), С. С. Харкевич (Владивосток)

EDITORIAL COUNCIL

L. N. Andrejev (Moscow), I. O. Baytulin (Alma-Ata), L. Yu. Budantzev (St. Petersburg), E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok), Ch. Jeffrey (London), R. V. Kamelin (St. Petersburg), Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), S. S. Kharkevich (Vladivostok), L. I. Malyshev (Novosibirsk, G. Sh. Nakhutzrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), H. Y. Trass (Tartu)

Ответственный редактор номера К. Л. Виноградова

Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко*. Технический редактор *Е. В. Траскевич*
Корректоры *С. И. Семиглазова* и *Е. В. Шестакова*
Компьютерная верстка *Г. М. Анискиной*

ЛР №020297 от 27.11.91 г. Сдано в набор 17.04.95. Подписано к печати 18.09.95. Формат 70 x 100 1/16.
Гарнитура таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 10.7. Уч.-изд. л. 13.6.
Тираж 752. Тип. зак. 629. С 1215.

Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
199034, Санкт-Петербург, В-34, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал», тел. 350-72-49

Санкт-Петербургская типография № 1 РАН. 199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12

© Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
Ботанический журнал, 1995 г.

УДК 581.41
© 1995

Т. В. Кузнецова

К ИСТОРИИ РАЗВИТИЯ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О ПЛАНЕ СТРОЕНИЯ ПОБЕГА СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ И О МЕСТЕ ФИЛЛОМА В НЕМ[1]

T. V. KUZNETSOVA. THE SHOOT ARCHETYPE AND PHYLLOME POSITION IN VASCULAR PLANTS: HISTORICAL SURVEY

Рассмотрена история развития представлений об «универсальных единицах» побегового тела сосудистых растений начиная с 30-х годов XX в. и до наших дней. Особое внимание уделено концепции «листа как неполного побега» A. Arber и концепции «комплементарных моделей» R. Rutishauser и R. Sattler. Приведены примеры приложения обсуждаемых концепций к решению конкретных морфологических задач.

С момента становления морфологии растений как самостоятельной дисциплины (что по традиции датируют 1790 г.) и по сей день одной из центральных остается проблема мысленного расчленения растительного организма на структурные блоки, сходные между собой и многократно повторяющиеся (так как растение — модульный организм). Такое расчленение должно быть, разумеется, не произвольным, а адекватным природе объекта, а также задачам, стоящим перед морфологией и ботаникой в целом на каждом конкретном этапе ее развития. Это дает возможность представить тело растения как комбинацию некоторого числа субъединиц, однородных и (или) разнородных, набор которых един для всей исследуемой группы растений (в большей части работ в качестве такой группы фигурируют цветковые). Выявив правила взаимного сочленения и соподчинения таких субъединиц, можно построить архетип растительного организма, что в свою очередь даст возможность применять при изучении конкретных форм сравнительный метод, как это издавна делается в морфологии животных (см.: Бляхер, 1976).

Общие требования, которым должны удовлетворять выделяемые субъединицы, очевидны (хотя они, пожалуй, никем и нигде в явном виде не высказывались): эти субъединицы должны быть таковы, чтобы их можно было (в большинстве случаев) легко находить на растении, легко различать (в случае, если они разнородны, т. е. принадлежат к разным типам) и мысленно проводить границы между ними. В принципе число вариантов такого разбиения, в какой-то мере удовлетворяющих этим требованиям, достаточно велико, однако реально в истории морфологии обнаруживается очень небольшое число существенно различных вариантов расчленения тела растения на «универсальные единицы» (у разных авторов носящие названия «basic units», «primary units», «ultimate units», «fundamental units», «Grundorgane» и т. д.). Хотя концепции, касающиеся способов выделения этих единиц, были выдвинуты их авторами в разное время, историю развития представлений о строении тела высших растений логично рассматривать не как ряд сменяющих друг друга во времени теорий, а как параллельный «рост» нескольких идейных «стволов», сосуществующих во времени. Такие «стволы» могут быть сопоставлены со сквозными «темами», выделяемыми в структуре отдельных областей научного знания и в науке в целом американским методологом Дж. Холтоном (1981; см. также: Чайковский, 1992). Метод «тематического анализа» уже был однажды применен в исследовании, посвященном историческому развитию ботанической морфологии: фактически на основе этого метода (хотя и без ссылки на Холтона) написан блестящий обзор G. Cusset (1982). В нем в рамках ботанической морфологии выявлено более 30 «принципов», многие из которых существовали и существуют в науке параллельно и независимо друг от друга на протяжении длительного периода времени. Далее мы попытаемся, анализируя ход развития представлений об универсальных единицах, составляющих тело сосудистых растений, основываться на тех же принципах тематического анализа, так как в них, как нам кажется, верно отражены некоторые важные закономерности развития науки.

---

[1] По материалам «Круглого стола» VII Школы по теоретической морфологии растений (Бологое, 1992 г.).

Не пытаясь соперничать по полноте охвата литературного материала с упомянутым выше историческим обзором Cusset, а также с некоторыми другими известными работами (Первухина, 1970; Rutishauser, Sattler, 1985), постараемся лишь подчеркнуть наиболее важные тенденции в развитии интересующих нас концепций в морфологии растений. Прежде чем приступить к рассмотрению конкретных вариантов выделения универсальных единиц, необходимо сделать еще одно замечание. Размышлениям исследователей разных времен о принципах выделения этих единиц часто сопутствовали соображения иного характера, а именно соображения относительно онтологического статуса выделяемых единиц. Как видно из литературы, на решение этой проблемы имеются две точки зрения: а) универсальные единицы — это выражение некоторых фундаментальных сущностей, на которых базируется строение тела растения; следовательно, задача отыскания универсальных единиц имеет одно-единственное правильное решение; б) универсальные единицы — это результат мысленного расчленения тела растения на некоторые части для удобства их дальнейшего сравнения и исследования; теоретические построения, на основе которых проводится подобное расчленение, представляют собой в определенном смысле инструмент морфологического анализа растения; инструментов, специализированных для решения разных проблем и конкретных задач, может быть много. На наш взгляд, эти две точки зрения также представляют собой «темы» в понимании Холтона, сосуществующие в обсуждаемой области науки параллельно на протяжении долгого времени. Примеры, подтверждающие эту точку зрения, будут приведены далее.

В статье Л. Е. Гатцук (1995) рассмотрено становление основных идей, связанных с поиском универсальных единиц тела растения и сложившихся главным образом в XIX—начале XX в. Попытаемся более подробно проследить развитие этих идей в XX в., начиная с классических работ Arber. В этих работах (Arber, 1930, 1941, 1950) отстаивается идея побега как целого, рассматриваемого в качестве универсальной единицы, не расчленяемой на составляющие ее элементы и не сводимой к сумме таковых. Эта идея была выдвинута на фоне критики концепции «железной триады» (точнее, разделения побега на лист и стебель) и в меньшей степени — фитонизма. Сама по себе идея целостного побега как универсальной единицы весьма стара: Arber (1930 : 310) справедливо замечает, что «она гораздо старше, чем идея фитона». В числе ее сторонников Arber называет Гёте, Александра Брауна и Боуэра. Сама же Arber развивает эту идею в своеобразной модификации, стремясь, по-видимому, как-то включить в свою систему взглядов те представления о различиях между филломом и кауломом, которые существуют в концепции «железной триады» и, несомненно, в ряде случаев весьма полезны. Для этого Arber предлагает считать лист «неполным побегом» (partial shoot) — побегом особого рода, проявляющим все свойства настоящего полного побега в ограниченном масштабе, т. е. как бы в миниатюре (in little). Такой взгляд на лист она, однако, не приписывает себе полностью, а ссылается на С. De Candolle (1866, 1868, 1890, цит. по: Cusset, 1982); но и у De Candolle были предшественники: G. Cusset называет в их числе H. Schacht (1851), F. Kuetzing (1851), J. McCosh (1852—1854) (цит. по: Cusset, 1982). Аргументы в пользу представлений о листе как о неполном побеге Arber развивает, критикуя широко распространенные представления о триаде основных органов сосудистых растений и основанную на этих представлениях жесткость разграничения филлома и каулома.

Действительно, при отыскании в теле растения элементов, соответствующих этим двум понятиям, необходимо в любом случае решать две взаимосвязанные проблемы: а) где проводить границу между осью и листом; б) по каким признакам можно отличить лист от оси либо от целого побега. Выясняется, что в ряде случаев эти проблемы не имеют удовлетворительного решения. Так, проведение «нижней» (внутренней) границы листа в месте соединения его со стеблем может быть основано либо на внешней форме органа, либо на положении отделительного слоя, либо на характере причленения пучков листового следа к стеле стебля. Эти три способа могут давать разные, не совпадающие между собой результаты. В случае применения последнего метода (проведение границы по месту причленения пучков листового следа) граница может быть вовсе не определена, так как разные пучки листового следа могут проходить в стебле через разное число междоузлий до соединения со стеблевыми пучками. При этом нет никаких оснований считать какую-либо из проводимых границ «истинной», а остальные — «ложными». Кроме того, совершенно ясно, что подбор каких-либо новых дополнительных критериев отыскания границы листа не приведет к нахождению единственно верного решения вопроса.

Затруднения возникают также при подборе характерных признаков, позволяющих отличать лист от оси. В сущности эти признаки есть не что иное, как «специальные качества» (Spezielle Qualitaten), по которым мы определяем гомологичность той или иной структуры либо листу, либо оси, пользуясь вторым критерием гомологии A. Remane (1952).[2]

Обычно считается, что эти признаки качественные и дискретные, причем одно из состояний каждого признака неизменно характеризует осевые органы, а другое — аппендикулярные. Следовательно, существуют два неперекрывающихся синдрома взаимно скоррелированных признаков, один из которых связан с филломом, а другой — с кауломом. Однако при расширении круга объектов исследования выясняется, что целостность этих синдромов в концепции «железной триады» сильно преувеличена и что в реальных растительных структурах признаки «типичного филлома» и «типичного каулома» могут сочетаться. Даже такие существенные признаки, как тип симметрии (радиальный для оси и побега в целом, дорсивентральный для листа) и характер роста (ограниченный для листа, неограниченный для оси), иногда обнаруживаются среди признаков «чужого» синдрома. Arber приводит примеры листьев с радиальной симметрией (часто это унифациальные листья) и листьев с унифациальными (и потому радиально-симметричными) черешками либо рахисами (если эти листья сложные). Хотя эти структуры по всем прочим признакам являются «настоящими листьями», по своей симметрии первые сходны с осью, а вторые — с целым олиственным побегом. С другой стороны, нередко пазушные побеги имеют осевую часть с дорсивентральной симметрией (цветоножки некоторых крестоцветных, оси колосков у злаков). Еще чаще встречаются дорсивентрально-симметричные побеги или целые побеговые системы, лишенные нормальных зеленых листьев (кладодии и филлокладии) либо олиственные (так называемые филломорфные ветви; Hallé et al., 1978). Однако во всех этих случаях у типичных побегов наблюдается весьма важный признак, свойственный типичному листу. Подобные же аномалии обнаруживает Arber и для другой пары существенных признаков (ограниченный/неограниченный рост), и для многих прочих свойств филлома и каулома. Приводимые ею многочисленные примеры постепенно подводят читателя к следующим выводам. 1) По-видимому, обсуждение сходства и различий между листом и побегом в целом более интересно и плодотворно, чем обсуждение различий между листом и осью, которые обычно противопоставляются друг другу в рамках концепции триады. 2) Лист и побег, очевидно, не следует трактовать как принципиально различные, не сводимые друг к другу «сущности»; между ними много общего. Разнообразие листьев велико, и среди них можно найти такие, которые по совокупности признаков очень близки к побегам, и такие, которые от них резко отличаются и представляют собой «типичные листья»; те и другие связаны непрерывным рядом переходных форм. То же самое можно сказать и о побегах. Таким образом, два непрерывных ряда форм побегов и листьев, направленных как бы навстречу друг другу, смыкаются в единый ряд. Поэтому Arber предлагает принять следующую теоретическую схему: лист — это побег, но в отличие от типичного (полного) побега это побег неполный. «Неполнота» проявления у листа свойств побега, согласно Arber, наблюдается в двух аспектах. Первый аспект — качественный: у листа можно отыскать некоторые свойства, присущие типичному побегу, но вряд ли найдется лист, обладающий всеми основными характеристиками побега. Так, например, лист может иметь радиальную симметрию, присущую побегу, но при этом обладать ограниченным ростом, в типичном случае не свойственным побегу. Второй аспект — количественный: у листа и побега в принципе много общих черт, однако различия между ними заключаются в частоте обнаружения этих свойств у листьев и у побегов, а также в степени их проявления. Например, листья с дорсивентральной симметрией встречаются часто, а с радиальной — редко; для побегов ситуация обратная. Другой пример: и листьям, и побегам присущи нарастание за счет верхушечной меристемы, а также (для двудольных) камбиальная активность, но у побегов продолжительность этих процессов, как правило, гораздо бóльшая, чем у листьев.

---

[2] Кроме того, обычно используется еще и критерий положения: лист располагается, как правило, латерально по отношению к оси.

Таким образом, Arber признает существование лишь двух универсальных единиц структуры сосудистых растений — корня и побега. Надземная часть растения составлена побегами, часть которых представляет собой полные побеги, а остальные являются в той или иной степени неполными.

Необходимо остановиться еще на одном аспекте обсуждаемого нами цикла работ Arber. В них содержится ясная и недвусмысленная оценка онтологического статуса предлагаемых ею структурных единиц тела растения, а также концепции «неполного побега» в целом по сравнению с аналогичными теоретическими построениями других авторов. Arber признает относительность и условность любых выделяемых морфологами универсальных единиц, представляющих собой «интеллектуальные инструменты» морфологического анализа. При использовании каждого «инструмента» имеется возможность рассмотреть некоторые особенности объекта исследования, которые при использовании другого «инструмента» как бы остаются в тени (Arber, 1944 : 82). Достоинства «инструмента» оцениваются в зависимости от того, насколько интересные аспекты разнообразия исследуемых структур можно выявить с его помощью, насколько богатые перспективы дальнейших исследований он открывает и т. д. Легко понять, что такая оценка может быть различной у разных исследователей; она также сильно зависит и от характера решаемой задачи. Осознавая все это, Arber в своих работах не отрицает другие концепции строения побега, а именно концепции триады и фитонизма (хотя к последнему она относится весьма скептически), но полагает, что «...в действительности мы испытываем сейчас нужду в синтетической точке зрения, которая объединила бы достоинства различных методов анализа, обычно трактуемых как антагонистические» (Arber, 1950 : 71). Подобные релятивистские взгляды на сущность морфологических концепций, а также на сходные конкретные построения ранее высказывались рядом исследователей. Так, Cusset в упоминавшемся выше обзоре приводит следующие слова Гёте: «Исследователь не должен постоянно пользоваться только одним способом объяснения (морфологических структур. — *Т. К.*), но должен ... пользоваться той концепцией, которая наилучшим образом соответствует изучаемому предмету» (цит. по: Cusset, 1982 : 27). Arber, разумеется, высказывает аналогичные суждения в более развернутой и аргументированной форме. Нельзя не пожалеть о том, что авторы интересных критических работ, посвященных анализу концепции побега Arber (Thomas, 1950; Первухина, 1960, 1970), не уделили должного внимания этим методологическим соображениям, которые, как будет показано далее, оказались в определенном смысле ключевыми для следующего этапа развития морфологии растений.

Эстафета размышлений об «универсальных единицах» тела высшего растения и о методах его анализа была подхвачена R. Sattler. Его первые работы на эту тему отделяет от последних работ Arber сравнительно небольшой промежуток времени. В одной из ранних работ (Sattler, 1966) он утверждает, что в морфологии растений за последние 100 лет «отсутствует прогресс»; однако в этой же работе он использует материалы книги Arber (1950), а именно критику концепции триады и представления об органах промежуточной природы, сочетающих в себе признаки листа и побега. На этом материале Sattler строит свою концепцию «полуколичественной гомологии» (подробный анализ ее см.: Кузнецова, 1987). Отвергая общепринятую процедуру гомологизации за лежащий в ее основе «эссенциализм», т. е. за необходимость отнесения любой изучаемой структуры к одной из взаимоисключающих «универсальных категорий» (например, к категории филлома либо каулома), Sattler предлагает устанавливать гомологии иным способом, а именно в каждом конкретном случае выяснять, в какой степени (степень измеряется в баллах) изучаемая структура соответствует той или иной морфологической категории. Таким путем Sattler предполагает решить проблему органов «промежуточной природы», сведений о которых в литературе накопилось довольно много, а также избавить морфологию от господства в ней «универсальных категорий», тормозящих, по его мнению, прогресс в этой области науки. Однако эта последняя цель путем введения понятия «полуколичественной гомологии» не была достигнута, поскольку соответствующие количественные оценки и показатели получались посредством сопоставления с теми же «универсальными категориями», на которых базируется традиционная процедура «качественной» гомологизации. Не удивительно поэтому, что в более поздних работах Sattler меняет свою прежнюю нигилистическую позицию на иную, компромиссную и гораздо более конструктивную. R. Sattler совместно с R. Rutishauser (Rutishauser, Sattler, 1985) предлагают использовать в морфологических исследованиях концепцию комплементарных моделей. Подобные идеи не раз возникали в ботанической морфологии в XX в.; они присутствуют в рассмотренных трудах Arber, а также в работах других морфологов (их подробный обзор см.: Кузнецова, 1991). Однако именно благодаря упомянутой статье Rutishauser и Sattler эта концепция получила в ботанике собственное название и широкую известность. В ней, в частности, декларируется равноправное существование в ботанической морфологии всех основных моделей побега сосудистых растений, которые к настоящему моменту были разработаны. Все эти модели могут рассматриваться в равной мере как истинные, так как в каждой из них внимание исследователей акцентируется на некоторых реально существующих свойствах описываемых объектов, при этом другие свойства остаются в тени. Помимо пяти моделей (*I—V*), показанных на рис. 1, существует еще и шестая, не изображенная на схеме, но упомянутая в тексте статьи Rutishauser и Sattler, это модель Arber, в которой в качестве структурной

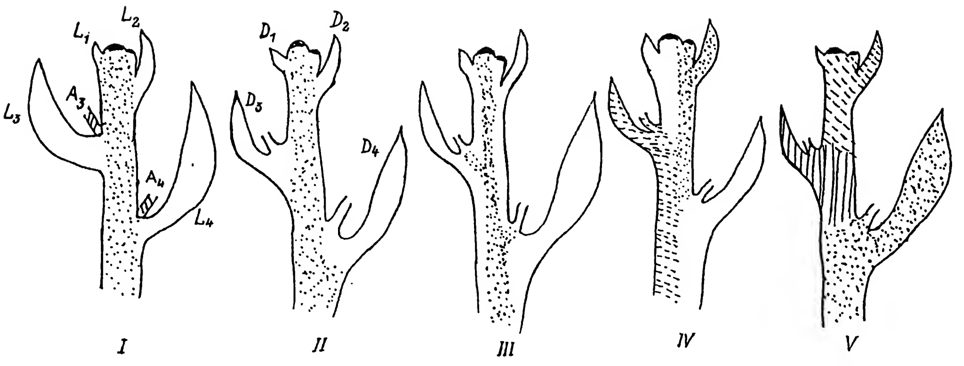


Рис. 1. Схемы пяти комплементарных моделей побега (по: Rutishauser, Sattler, 1985).

I. Классическая модель триады. L_1, L_2, L_3, L_4 — листья. A_3, A_4 — пазушные побеги. Побег — сумма осей и листьев. Исследователи, принимавшие эту модель: Wolff, 1759; *Goethe, 1790; De Candolle A. P., 1813, 1827; *Gray A., 1849; Braun, 1851; Hofmeister, 1851, 1868; Sachs, 1875; Goebel, 1884, 1928—1933; Bower, 1888, 1935; *Velenovsky, 1907; *Arber, 1930, 1941, 1950; *Schoute, 1931; *Troll, 1937, 1951; *Wetmore, 1943; *Bremecamp, 1956; *Sattler, 1966, 1974, 1977; *Loiseau, 1969; *Schuepp, 1969; Hagemann, 1970, 1973; *Howard, 1974, 1979; Stebbins, 1974; *Jong, Burtt, 1975; *Dickinson, 1978; *Guédès, 1979; *White, 1979, 1984; *Gusset in: Sattler, 1982; *Tomlinson in: Sattler, 1982; *Lyndon, 1983. *II*. Модель «фертильного листа», или «эпибластемы». D_1, D_2, D_3, D_4 — эпибластемы. Побег — это сумма эпибластем. Пазушный побег вначале — лишь часть интегрированного пазушного комплекса, затем он становится самостоятельной единицей. Исследователи, принимавшие эту модель: *Goethe, 1790; Saint-Hilaire, 1847; De Candolle C., 1868, 1890; Warming, 1872; *Van Tiegem, 1891; *Arber, 1930, 1950; Maekawa, 1952; *Bremecamp, 1956; Croizat, 1960; Melville, 1962, 1971; Meeuse, 1966; Brunaud, 1971; *Howard, 1974, 1979; *Dickinson, 1978; *Cusset in: Sattler, 1982; *Lyndon, 1983. *III*. Модель «листовой кожи». Побег = сердцевина стебля + листья. Стебель = сердцевина + основания листьев. Исследователи, принимавшие эту модель: Grew, 1672; *Hofmeister, 1851, 1868; *Van Tiegem, Dulio, 1888; *Celakovsky, 1901, 1912; Flot, 1905—1907; *Saunders, 1922; *Schoute, 1931; *Chouard, 1937; *Troll, 1937; *Wetmore, 1943; *Plantefol, 1948; Buvat, 1952; *Majumdar, 1955; *Guédès, 1979; *IV*. Модель фитона (в узком смысле). Побег = сумма фитонов. Исследователи, принимавшие эту модель: Gaudichaud, 1841; *De Candolle C., 1868, 1890; Delpino, 1883; *Celakovsky, 1901, 1902; *Schuepp, 1916, 1969; Chauveaud, 1921; *Saunders, 1922; Pristley et al., 1929, 1933; *Schoute, 1931; Cuenod, 1938, 1951; *Majumdar, 1941, 1955; *Plantefol, 1948; *Arber, 1950; *Bremecamp, 1956; Boureau, 1954—1957; *Loiseau, 1969; *Guédès, 1979. *V*. Метамерная модель. Побег = сумма метамеров. Исследователи, принимавшие эту модель: *Goethe, 1790; *Gray A., 1849; *Celakovsky, 1901, 1902; *Velenovsky, 1907; *Schuepp, 1916, 1969; *Chouard, 1937; *Bremecamp, 1956; Prévost, 1967; *Jong, Burtt, 1975; *Sattler, 1977; Halle et al., 1978; *White, 1979, 1984; *Tomlinson in: Sattler, 1982; *Cusset in: Sattler, 1982; Watson, Casper, 1984. (Модели *IV* и *V* могут быть названы также моделями «ростовых единиц» или «фитона в широком смысле»).

единицы фигурирует побег в целом (полный или неполный). Эта модель действительно не может быть поставлена в один ряд с остальными, поскольку в первых пяти моделях структурные единицы — это какие-либо элементы побега. Таким образом, модель Arber как бы включает в себя остальные. Однако, несмотря на высокий уровень универсальности, эта модель весьма редко применяется в конкретных морфологических исследованиях; она оказывается полезной лишь при работе с объектами резко нетипичного строения (см. далее). Остается признать, что огромная аналитическая работа, проделанная Arber для выявления слабых мест концепций триады и фитонизма и построения своей модели «побега как целого», имела большее влияние на ход развития морфологической мысли, чем сама модель.

Схема на рис. 1 и приведенные в подписях к ней ссылки на литературные источники подтверждают тезис, выдвинутый в начале статьи, о длительном параллельном, независимом существовании в ботанической морфологии по крайней мере пяти разных систем универсальных единиц вегетативного тела растения. В концепции комплементарных моделей выявлено и как бы узаконено такое сосуществование; она представляет собой, следовательно, как раз ту «синтетическую точку зрения», о возможности и необходимости существования которой писала Arber.

В рамках каждого конкретного исследования из существующего набора ком-

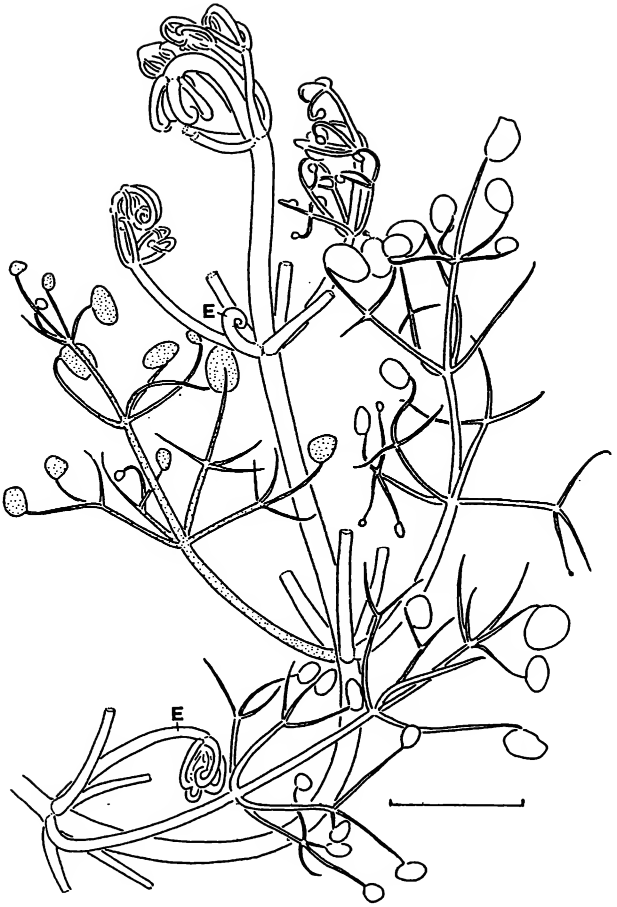


Рис. 2. Фрагмент побеговой системы *Utricularia purpurea.*

E — внепазушные побеги, развивающиеся в мутовках «листьев» (по: Rutishauser, Sattler, 1989). Масштабная линейка — 5 мм.

плементарных моделей обычно используется только одна — та, в которой подчеркиваются наиболее важные для исследователя особенности изучаемого объекта. Однако следует заметить, что многие ботаники, использовавшие в своих исследованиях какую-либо одну модель, в то же время не отрицали и другие (их фамилии в подписях к рис. 1 отмечены звездочкой). Более того, как отмечают Rutishauser и Sattler, даже в рамках одного исследования можно пользоваться не одной моделью, а несколькими. Возникает вопрос: в каких случаях это необходимо? На первый взгляд может показаться, что при работе с растением, имеющим типичный листостебельный побег (а таких все-таки большинство), можно без труда вычленить удобные для анализа структурные единицы, пользуясь любой из существующих моделей побега, причем только одной. Однако практика исследований показывает, что это не так. Еще в ранних работах Arber можно найти указания на то, что при расчленении типичного побега на составляющие его структурные элементы в рамках наиболее широко используемых моделей побега — моделей «триады» и фитонизма — практически неразрешимой остается проблема проведения границы между этими элементами. Заметим, что, если анализировать структуру растения, принимая в качестве единицы побег как целое, столь же неразрешимой окажется проблема границы между побегами. Поэтому в ряде случаев полезно, используя какую-либо одну

Сравнение столона и листа наземных пузырчаток с осью побега и типичным листом цветкового растения (по: Brugger, Rutishauser, 1989)

Признаки	Форма поперечного сечения	Симметрия	Верхушка	Рост осуществляется	Длительность роста	Функция	Ветвление	Положение на побеге
Типичная ось побега	Круглая	Радиальная	Нескрученная, укрытая листьями	Апикальной меристемой	Более или менее неограниченная	Опора и транспорт	Из пазух листьев	Боковое, в пазухе листа
Столон наземных пузырчаток	Более или менее круглая	Дорсивентральная	Прямая или скрученная	То же	То же	То же	Без связи с листьями или противопазушное, ветви образуются преимущественно на дорсальной стороне	Боковое, но не в пазухе листа
Лист наземных пузырчаток	Плоская	То же	То же	Апикальной и краевой меристемой	Большей частью ограниченная	Ассимиляция	Редкое образование придаточных побегов	То же
Типичный лист	»	» »	Нескрученная или слегка согнутая по направлению к апексу	Краевой меристемой	Ограниченная	То же	Побеги не образуются	» »

модель побега (например, модель триады), иметь в виду и другую (например, модель побега как целого) чтобы с позиций другой модели увидеть и уяснить относительность, условность границ между выделяемыми структурными элементами побега (в данном случае между осью и листом).

Но наиболее очевидной становится необходимость использования одновременно нескольких комплементарных моделей побега при работе с объектами атипичной структуры, не поддающимися традиционным трактовкам. Это убедительно показано в серии работ, посвященных структурному анализу представителей рода Пузырчатка — *Utricularia* (Brugger, Rutishauser, 1989; Rutishauser, Sattler, 1989; Sattler, Rutishauser, 1990). У многих водных пузырчаток вегетативное тело представлено сложной разветвленной системой, состоящей из структурных элементов, в той или иной степени сходных и с листом, и с осью (*U. purpurea*, *U. macrorrhiza*): все эти элементы обладают радиальной симметрией, верхушечным ростом разной продолжительности (чем выше порядок ветвления, тем быстрее заканчивается рост) и способностью ветвиться более чем в одной плоскости, образуя трехмерные мутовки ветвей в акропетальной последовательности. Молодые растущие окончания этих своеобразных структурных элементов всегда улиткообразно закручены (рис. 2). Анатомическое строение их не типично и для листа, и для оси: имеется один центральный проводящий пучок, в котором флоэма и ксилема расположены без видимого порядка. Ось соцветия на таком своеобразном вегетативном теле возникает обычно вблизи места ветвления, но никогда не в «пазухе» какой-либо ветви; само соцветие имеет обычную для покрытосеменных структуру кисти, цветки располагаются в пазухах брактей.

Еще более необычным представляется строение вегетативного тела наземных пузырчаток. У них удается различить плоские, дорсивентрально-симметричные органы, напоминающие листья, и удлиненные, длительно нарастающие верхушкой образования, описываемые как «столоны». Однако, как видно из таблицы, во всех этих структурах демонстрируется причудливая смесь признаков типичного филлома и типичного каулома. У многих наземных пузырчаток на столонах образуются «розетки», на которых можно обнаружить почти правильную филлотаксическую последовательность элементов. Однако эта последовательность образована как «листьями», так и столонами, чередующимися друг с другом в произвольном порядке. В редких случаях продолжительный верхушечный рост плоских дорсивентральных листьев приводит как бы к пролиферации их верхушек в столоны; в результате образуются структуры, которые нельзя отнести ни к одной из этих двух условных морфологических категорий.

Своеобразие вегетативного тела пузырчаток, естественно, приводило и приводит к появлению в литературе многочисленных противоречивых описаний его строения. Большая часть этих описаний выполнена в рамках концепции триады. Интересно, что использование одной лишь этой модели побега (из шести возможных) привело к созданию нескольких интерпретаций структуры пузырчаток; эти интерпретации могут рассматриваться как комплементарные друг другу. Вегетативное тело пузырчаток трактовалось разными авторами следующим образом: 1) как состоящее из осей и листьев (граница между ними проводилась несколькими различными способами); 2) как состоящее из безлистных осей; 3) как один большой, сложно рассеченный лист; 4) как разветвленная система корней. Эта последняя точка зрения высказывалась реже, чем остальные, но в ее пользу приводятся серьезные аргументы, основанные на сходстве анатомического строения элементов вегетативного тела пузырчаток и настоящих корней у близкого рода *Pinguicula* (Brugger, Rutishauser, 1989 : 141). Каждое из этих описаний, разумеется, неудовлетворительное, поскольку типичных листьев, стеблей и корней у пузырчаток нет; лишь вся совокупность этих описаний может дать сколько-нибудь полное представление о структуре изучаемого объекта. Кроме того, возможны и иные интерпретации вегетативного тела пузырчаток, не связанные с концепцией триады. Так, удовлетворительные результаты получены с помощью теории «неполного побега» Arber, согласно которой вся сложная система «ветвей» у пузырчаток представляет собой систему побегов разной степени «полноты». Такое описание удобно и позволяет отразить многие существенные особенности объекта; но важно подчеркнуть, что оно никак не может быть единственным для обсуждаемой группы растений хотя бы потому, что ближайшие родственники пузырчаток — это растения с нормальной (листостебельной) структурой побегов, и, для того чтобы иметь возможность сравнить их между собой, необходимо иметь их описания, выполненные в рамках одной и той же модели побега (лучше всего в рамках концепции триады).

В итоге мы приходим к выводу, что при работе с проблематичными, аномальными вегетативными структурами, подобными таковым у пузырчаток, необходимо пользоваться несколькими комплементарными теоретическими схемами одновременно.[3]

Использование концепции комплементарных моделей при работе с атипичными структурами приводит к важным и, по нашему мнению, прогрессивным изменениям в постановке задач морфологического исследования: от безрезультатных поисков «истинной природы» атипичных органов (в цитированных выше работах убедительно показано, насколько сильно эта природа зависит от принимаемой автором теоретической схемы) исследователи переходят к размышлениям о возможных онтоморфогенетических механизмах их возникновения и сравнению этих механизмов с механизмами становления типичных основных органов растения. Так, J. Brugger и R. Rutishauser (1989) для объяснения возникновения необычных вегетативных органов пузырчаток в онтогенезе предлагают две гипотезы: 1) гомеозис в широком понимании (Sattler, 1988), т. е. большее или меньшее сходство какой-либо части организма с другой его частью, занимающей иное положение в плане строения этого организма; это явление может далее изучаться генетическими методами (см., например: Coen, Meyerowitz, 1991); 2) смешение («гибридизация») программ развития. Sattler высказывает более общую точку зрения, полагая, что органы «промежуточной природы» следует изучать не в плане их структурных («статических») особенностей, а с новых позиций, комплементарных обычным, сравнительно-морфологическим, т. е. с позиций так называемого «динамического подхода», при котором внимание концентрируется на процессах становления изучаемой структуры в онтогенезе (Rutishauser, Sattler, 1989; Sattler, 1990). Можно заметить, однако, что о необходимости изучения закономерностей морфогенеза, механики развития для решения сравнительно-морфологических и эволюционных проблем несколькими годами раньше писал С. В. Мейен, используя при этом широкий палеоботанический материал (см.: Meyen, 1987, о гомеозисе и «онтогенетических трансгрессиях»). Sattler и его соавторы самостоятельно пришли к аналогичным выводам, существенную роль в этом сыграла концепция комплементарных моделей.

---

[3] К аналогичным выводам приводят исследования структуры и некоторых других атипичных органов, например листьев *Chisocheton* (*Meliaceae*). Эти листья обладают индетерминированным верхушечным ростом в течение нескольких сезонов и несут почки, на которых развиваются вегетативные побеги либо соцветия. Поэтому предлагается (Fisher, Rutishauser, 1990) при описании их структуры давать две взаимно комплементарные интерпретации и рассматривать их и как листья, и как специализированные побеги.

В заключение укажем еще на одно направление в современной теоретической морфологии растений, как бы включающее в себя представления о комплементарных моделях побеговой системы высших растений. Мы имеем в виду представления о растении как о модульном организме (White, 1979; Бигон и др., 1989, и др.), который в отличие от унитарного в течение всей жизни нарастает, формируя все новые и новые сходные между собой структурные элементы — модули. В настоящее время выделяют несколько типов модулей, слагающих тело семенных растений. Эти модули в структурном и онтогенетическом отношении иерархически соподчинены (Гатцук, 1974; Hallé, 1986). В их числе оказываются по крайней мере две из выделявшихся ранее «универсальных единиц», соответствующие двум различным моделям побега: 1) фитон (фитомер), 2) однопорядковый (моноподиальный) побег в целом. Таким образом, комплементарные модели побега и в этом случае не противоречат друг другу, но и включаются в качестве составляющих элементов в более общую теоретическую схему, в которой строение вегетативного тела растения рассматривается в динамике в противовес ранее предлагавшимся более статичным моделям побега.

Автор выражает глубокую благодарность Л. Е. Гатцук за плодотворное обсуждение основных положений статьи и Ю. В. Чайковскому за лекции, семинары и консультации по проблемам истории науки.

Настоящее исследование поддержано грантами ISF и Российского фонда фундаментальных исследований (№ 93-04-21474).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 1. М., 1989. 667 с.

Бляхер Л. Я. Проблемы морфологии животных. М., 1976. 359 с.

Гатцук Л. Е. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 1. С. 100—113.

Гатцук Л. Е. Комплементарные модели побега и их синтез // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 1—4.

Кузнецова Т. В. О типах сходства в ботанической морфологии // V Всесоюз. школа по теоретической морфологии растений (15—18 сентября 1987 г.). Науч. докл. Львов, 1987. С. 50—55.

Кузнецова Т. В. О применении метода комплементарных моделей в ботанической морфологии // Журн. общ. биол. 1991. Т. 52. № 2. С. 222—231.

Первухина Н. В. О некоторых методологических проблемах морфологии растений. (Критический анализ труда Agnes Arber «The natural philosophy of plant form» (1950, Cambridge)) // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 2. С. 288—303.

Первухина Н. В. Проблемы морфологии и биологии цветка. Л., 1970. 167 с.

Холтон Дж. Тематический анализ науки. М., 1981. 383 с.

Чайковский Ю. В. Познавательные модели, плюрализм и выживание // Путь. 1992. Т. 1. С. 62—108.

Arber A. Root and shoot in the angiosperms: a study of morphological categories // New Phytol. 1930. Vol. 29. N 5. P. 297—315.

Arber A. The interpretation of leaf and root in the angiosperms // Biol. Rev. 1941. Vol. 16. P. 81—105.

Arber A. The natural philosophy of plant form. Cambridge, 1950. 246 p.

Brugger J., Rutishauser R. Bau und Entwicklung landbewohnender *Utricularia*-Arten. // Bot. helv. 1989. Bd 99. H. 2. S. 91—146.

Coen E.S., Meyerowitz E.M. The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development // Nature. 1991. Vol. 353. P. 31—37.

Cusset G. The conceptual bases of plant morphology // Acta biotheor. 1982. Vol. 31A. N 1-3. P. 8—92.

Fisher J. B., Rutishauser R. Leaves and epiphyllous shoots in *Chisocheton* (*Meliaceae*) // Can. J. Bot. 1990. Vol. 68. P. 2316—2328.

Hallé F. Deux strategies pour l'arborescence: gigantisme et repetition // Naturalia Monspe-liensia. Numero hors serie. Colloque international sur l'Arbre, 1986. Montpellier, 1986. P. 159—170.

Hallé F., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B. Tropical trees and forests. Berlin—Heidelberg—N. Y., 1978. 441 p.

Meyen S. V. Fundamentals of palaeobotany. London—N. Y., 1987. 432 p.

Remane A. Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Morphologie und der Phylogenetik. Leipzig, 1952. 400 S.

Rutishauser R., Sattler R. Complementarity and heuristic value of contrasting models in structural botany. I. General considerations // Bot. Jahrb. Syst. 1985. Vol. 107. N 1-4. P. 415—455.

Rutishauser R., Sattler R. Complementarity and heuristic value of contrasting models in structural botany. III. Case study on shoot-like «leaves» and leaf-like «shoots» in *Utricularia macrorhiza* and *U. purpurea* (*Lentibulariaceae*) // Bot. Jahrb. Syst. 1989. Vol. 111. N 1. P. 121—137.

Sattler R. Towards a more adequate approach to comparative morphology // Phytomorphology. 1966. Vol. 16. P. 417—429.

Sattler R. Homeosis in plants // Amer. J. Bot. 1988. Vol. 75. N 10. P. 1606—1617.

Sattler R. Towards a more dynamic plant morphology // Acta biotheor. 1990. Vol. 1. N 1. P. 25—41.

Thomas H. The philosophy of botany // Nature. 1950. Vol. 166. P. 422.

White J. The plant as a metapopulation // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1979. Vol. 10. P. 109—145.

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова

Получено 9 VI 1994

SUMMARY

Historical review of vascular plant shoot theory is given from about 1930 up to now. A. Arber's theory of a leaf as a partial shoot proves to be the most influential one as well as her views on the whole shoot as the main structural unit of a vascular plant. Contemporary explications of Arber's ideas, namely the Rolf Sattler's concept of complementary models and its application to certain morphological problems are considered. Special attention is paid to the recent research on vegetative body of *Utricularia.*

УДК 582.572.3 : 582.572.44 : 582.572.6 : 581.48

© 1995

Г. Г. Оганезова

К ВОПРОСУ О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ СЕМЕЙСТВ *HAEMODORACEAE*, *HYPOXIDACEAE* И *TACCACEAE* (ПО ДАННЫМ СТРУКТУРЫ СЕМЕНИ)[1]

G. G. OGANEZOVA. ON THE SYSTEMATICAL POSITION OF THE FAMILIES *HAEMODORACEAE*, *HYPOXIDACEAE* AND *TACCACEAE* (THE DATE ON THE SEED STRUCTURE)

Оригинальные данные по структуре семени (семенная кожура, запасающие ткани, зародыш) и сравнение их с данными макроморфологии и географии представителей семейств *Haemodoraceae*, *Hypoxidaceae*, *Taccaceae* дают основание включить сем. *Hypoxidaceae* в порядок *Asparagales* надпорядка *Asparaganae* sensu Oganezowa (Оганезова, 1989) и исключить сем. *Haemodoraceae* из родства лилейных в их традиционном понимании (комплекс семейств *Liliaceae* s. l., *Amaryllidaceae* s. l., *Iridaceae*). Отмечаются некоторое сходство и возможная близость гемодоровых и представителей надпорядка *Lilianae* sensu Oganezowa (Оганезова, 1989). Сем. *Taccaceae* в качестве отдельного порядка *Taccales* включено в тот же надпорядок.

Основной проблемой для исследователей семейств *Haemodoraceae* и *Hypoxidaceae* является их место в филогенетической системе однодольных. Если проанализировать системы цветковых примерно с середины прошлого века, то можно выявить следующую закономерность. Самостоятельность семейств была признана еще J. Lindley (1853), но многие авторы продолжали рассматривать их в составе сем. *Amaryllidaceae* (Pax, 1889a,b; Van Tieghem, 1898) или же, выделяя сем. *Haemodoraceae*, оставляли гипоксисовые в составе семейства амариллисовых (Bentham, Hooker, 1883; Wettstein, 1901; Hallier, 1912; Warming, 1912, цит. по: Dahlgren, Clifford, 1982; Bessey, 1915; Skottsberg, 1940). Более того, даже в ряде систем, созданных сравнительно недавно, гипоксисовые как самостоятельное семейство отсутствуют (Hamann, 1961). Но это единичные случаи, и можно отметить, что примерно со второй половины XX в. самостоятельность обоих семейств практически не оспаривается (Melchior, 1964; Тахтаджян, 1966, 1970, 1987; Hutchinson, 1973, 1979). Однако с признанием их нового таксономического статуса не уменьшилось число вопросов, связанных с положением этих семейств в системе однодольных.

Первая группа вопросов связана с решением проблемы взаимоотношения этих двух семейств: являются ли они близкородственными членами одной группы родства или же относятся к разным группам. J. Hutchinson (1973, 1979) и А. Л. Тахтаджян (1987) включают оба семейства в порядок *Haemodorales*. Но Hutchinson в этот порядок поместил также семейства *Velloziaceae*, *Apostasiaceae*, *Taccaceae*, *Phylydraceae*, тогда как Тахтаджян, в более раннем варианте системы включавший оба семейства в большой и разнородный порядок *Liliales*, в системе 1987 года выделяет порядок *Haemodorales*, в который входят семейства *Haemodoraceae*, *Conostylidaceae*, *Hypoxidaceae*.

---

[1] Статья подготовлена к публикации при поддержке Фонда Дж. Сороса.

H. Huber (1969) во многом изменил существующие взгляды на родство лилейных в широком понимании и внес свои коррективы в представления о взаимоотношениях гипоксисовых и гемодоровых. Он отнес их к разным группам родства: сем. *Hypoxidaceae* включил в родство сем. *Amaryllidaceae*, которое в свою очередь отнес к порядку *Asparagales,* а сем. *Haemodoraceae* вместе с сем. *Conostylidaceae* — в отдельный порядок *Haemodoraceae*, т. е. Huber в определенном смысле вернулся к старой интерпретации взаимоотношений этих двух семейств, подчеркнув большую близость гипоксисовых и амариллисовых, изолированность первых от гемодоровых, одновременно признав их новый таксономический статус.

В первом варианте своей системы однодольных R. Dahlgren и H. Clifford (1982) полностью согласились с таким систематическим положением гемодоровых и гипоксисовых. Во втором варианте системы (Dahlgren et al., 1985) были сохранены таксономический статус и принадлежность этих семейств к порядкам *Asparagales* и *Haemodorales*, но углублен разрыв между ними: они отнесены к двум различным филумам, соответственно к надпорядкам *Liliiflorae* и *Bromeliiflorae.* R. Thorne (1992) примерно так же решает эти вопросы.

Вторая группа вопросов связана с объемами этих семейств. Род *Conostylis* иногда выделяется в самостоятельное сем. *Conostylidaceae* (Тахтаджян, 1987), но чаще его включают в состав сем. *Haemodoraceae* в качестве отдельной трибы или подсемейства (Huber, 1969; Hutchinson, 1973, 1979; Dahlgren et al., 1985; Thorne, 1992). Состав сем. *Hypoxidaceae* также не установлен, иногда в него включают роды *Campynema, Campynemantha* (Geerinck, 1969; Stone, 1986).

Из приведенного обзора следует, что решить вопрос о систематическом положении семейств *Haemodoraceae* и *Hypoxidaceae* можно лишь при сравнении их с группами родства амариллисовых, спаржевых, лилейных и такковых (родство с последними им приписывает Hutchinson (1973, 1979)). Поскольку структура семени вышеназванных групп была ранее изучена (Оганезова, 1980, 1981, 1984, 1990, 1993), можно провести сравнение по этим признакам. В настоящей статье предложен анализ структуры семени следующих родов: *Wachendorfia* Burm., *Xiphidium* Loefl. ex Aubl., *Lachnanthes* Ell. (сем. *Haemodoraceae*); *Anigozanthos* Labill. (сем. *Conostylidaceae*); *Curculigo* Gaertn., *Hypoxis* L. (сем. *Hypoxidaceae*); *Tacca* J. R. et G. Forst., *Schizocapsa* Hance (сем. *Taccaceae*). Изучались главным образом зрелые семена, полученные по обменным каталогам семян или взятые из гербария, и только для рода *Hypoxis* — ранние стадии развития плода и семени. Адреса делектусов и этикетки цитируются в тексте. Применялась обычная методика сравнительно-анатомических исследований.

Результаты исследований

Род *Wachendorfia.* 25 видов этого рода распространены в Африке. Изучен эндемик Южной Африки *W. paniculata* L. (Канада, Ванкувер; ФРГ, Бонн).

У *Wachendorfia*, как и у остальных гемодоровых, плод — локулицидная коробочка, семязачатки ортотропные, полуанатропные, крассинуцеллятные, двупокровные (Немирович-Данченко, 1985).

Зрелые семена 3—4-гранные, с закругленными ребрами, темно-красные или красновато-коричневые, поверхность семени бугорчатая.

Семенная кожура составлена производными обоих интегументов, в каждом из которых по 2 слоя клеток. Клетки экзотесты значительно вытянуты в радиальном направлении, образуют волоски на поверхности семени (местами под волосками образуются группы небольших округлых клеток). Клетки эндотесты крупные, овальные по форме. Ткани тесты пропитаны темно-фиолетовым пигментом, который частично переходит в фиксирующий раствор (FAA) и окрашивает его в цвет бордо. Согласно работе M. Zavada с соавт. (1983), это — фена-

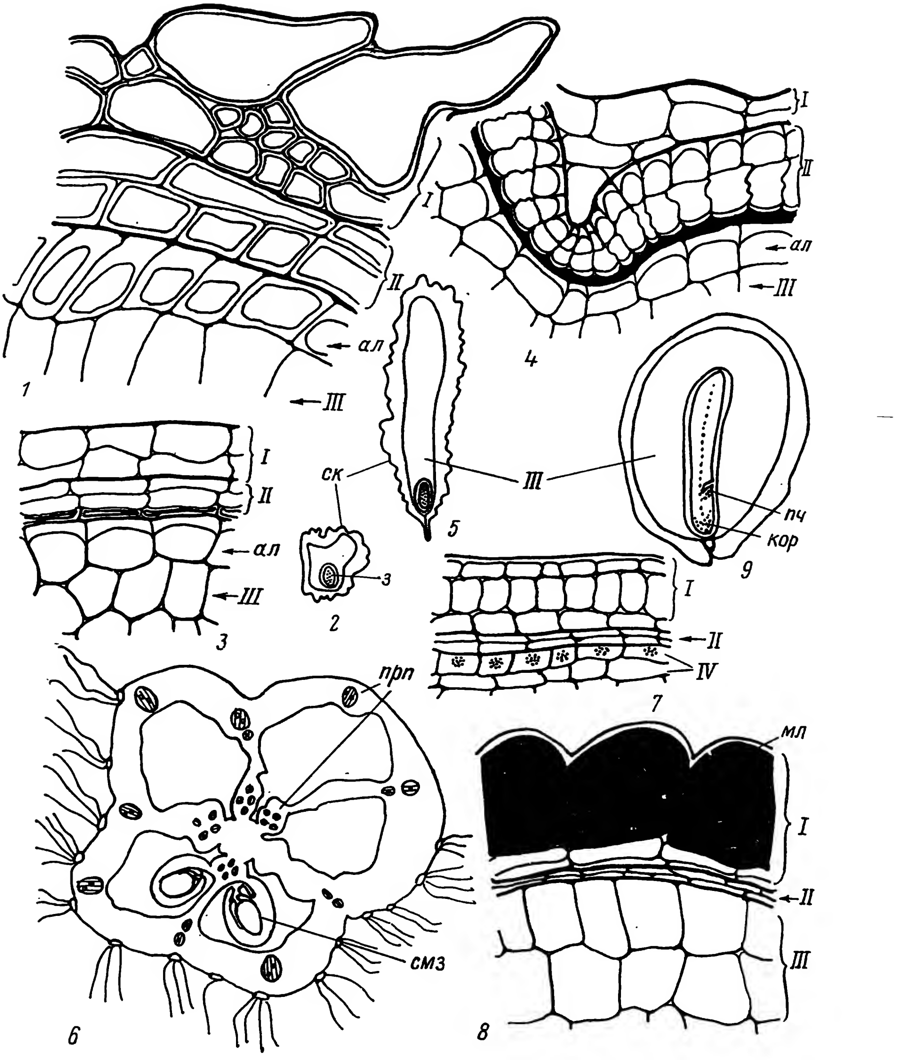


Рис. 1. Схематическое изображение анатомической структуры фрагмента семени (*1*, *3*, *4*, *8*), семязачатка (*7*), среза завязи (*6*), среза семени с зародышем (*2*, *5*, *9*).

1 — *Wachendorfia paniculata*; *2* — *Xiphidium caeruleum*; *3* — *Lachnanthes caroliniana*; *4*, *5* — *Anigozanthos flavidus*; *6*, *7* — *Hypoxis villosa*; *8* — *H. aurea*; *9* — *H. rooperi*. *1*, *3*, *4*, *6*—*8* — ×280; *2*, *5*, *9* — ×1.5. *I* — теста, *II* — тегмен, *III* — эндосперм, *IV* — нуцеллус. *ал* — алейроновый слой, *з* — зародыш, *кор* — зародышевый корешок, *мл* — меланины, *прп* — проводящие пучки, *пч* — почечка зародыша, *ск* — семенная кожура, *смз* — семязачаток.

леномы, которые легко обесцвечиваются жавелевой водой. Экзотегмен состоит из изодиаметрических, довольно крупных клеток с утолщенными стенками, в них накапливаются флобафены, эндотегмен — из клеток, сходных по форме и утолщению стенок, но, судя по более светлой окраске, концентрация флобафенов в этом слое ниже, чем в предшествующем. Кутикулы тонкие. При обесцвечивании жавелевой водой оказалось, что феналеномы частично окрашивают и тегмен, придавая ему лилово-красный цвет, который после обработки исчезает, восстанавливается красновато-желтый цвет флобафенов.

В эндосперме выделяется алейроновый слой, клетки которого имеют развитые утолщения стенок, в этом слое накапливаются жиры и белки. Остальные слои эндосперма составлены клетками с незначительным утолщением стенок. Основное запасное вещество эндосперма — крахмал (рис. 1, *1*). Зародыш небольшой, равен примерно 1/3 диаметра семени, анатомически и морфологически не дифференцированный, в его тканях в обилии содержатся белки (Оганезова, 1993).

Род *Xiphidium*. Олиготипный (1—2 вида) род из тропической Америки. Обитатель влажных тропических лесов. Изучен *X. caeruleum* Aubl., распространенный на территории от Мексики до Боливии и Бразилии (Великобритания, Кью).

Семена очень мелкие (0.05 см в диам.), по форме почти кубические, темно-коричневые. Семенная кожура составлена производными обоих интегументов. Теста 3-слойная. Экзотеста состоит из клеток с сосочковидно выпяченными наружными стенками. Стенки этого слоя незначительно равномерно утолщены. Мезотеста паренхимная, клетки относительно мелкие. Эндотеста состоит из мелких, тангенциально ориентированных клеток, стенки которых незначительно равномерно утолщены. Все слои тесты заполнены флобафенами. Тегмен также 3-слойный. Экзотегмен образован довольно крупными клетками с развитым утолщением наружной стенки, мезотегмен — довольно крупноклетной паренхимой, иногда этот слой частично разрушается. Экзотегмен и мезотегмен лишены пигментов. Эндотегмен состоит из мелких, тангенциально ориентированных клеток с флобафенами. Кутикулы тонкие. Структура эндосперма и зародыша (рис. 1, *2*) такая же, как у предыдущего вида.

Род *Lachnanthes*. Монотипный североамериканский род. Его единственный вид *L. caroliniana* (Lam.) Dandy (USA, North Carolina Croatan National Forest, 8 IX 1983, S. Sponberg, D. Bonfford, ERE 64957) приурочен к влажным местообитаниям на территории Атлантического побережья Северной Америки, простирающегося от Южной Каролины на юг до Кубы.

Завязь 3-гнездная, с септальными нектарниками и немногочисленными (по 2 в каждом гнезде) семязачатками. Из 6 семязачатков обычно вызревают 2—3 семени. Плод — локулицидная коробочка, по центральной (медианной) жилке каждого плодолистика образуется отделительная ткань. Поверхность плода снабжена многочисленными простыми волосками. Других специфических признаков в структуре плода-коробочки не обнаружено.

Семязачатки ортотропные (мы изучали гербарный материал и потому не исключаем возможной недостоверности наших данных, но в семействе тип семязачатка варьирует; Немирович-Данченко, 1985). После оплодотворения плацента разрастается, особенно в той ее части, к которой прикреплен оплодотворенный семязачаток; неоплодотворенный семязачаток сдвигается в латеральное положение и постепенно дегенерирует. Семя отрывается от плода вместе с частью плаценты, которая образует мясистый придаток семени, легко отделяемый от него под действием жавелевой воды.

Семя красновато-коричневое, плоское, со сморщенной поверхностью, 3-гранное, с узкими вытянутыми гранями. Теста по граням 2-слойная, составлена тонкостенными, изодиаметрическими, крупными клетками экзотесты и тоже тонкостенными, немного тангенциально вытянутыми клетками эндотесты. В ребрах семени развиваются 1—2 слоя паренхимных клеток мезотесты. Внутренняя стенка эндотесты пропитана флобафенами, вместе с кутикулой и наружными стенками клеток экзотегмена она образует ярко выделяющуюся красно-коричневую полосу. Мезотегмен состоит из довольно крупноклетной паренхимы, эндотегмен — из узких, тангенциально вытянутых клеток с незначительно утолщенными и пропитанными флобафенами стенками. Подстилающая кутикула тонкая (рис. 1, *3*). Структура эндосперма и зародыша сходна с таковой у представителей рода *Xiphidium*. Крахмальные зерна есть не только в клетках эндосперма, но и в семенной кожуре, особенно в тканях тесты, а также в тканях придатка семени — остатка плаценты.

Род *Anigosanthos*. Олиготипный (10 видов) австралийский род, распространен в юго-западной Австралии. Изучены *A. flavidus* DC. (Австралия, Аделаида; Испания, Тенериф, Пуэрто де ла Круц; Великобритания, Ливерпуль) и *A. viridis* Endl. (Великобритания, Ливерпуль).

Семена почковидной формы, с многочисленными продольными гребнями, темно-коричневые, мелкие (3 мм дл., 2 мм шир.). Семенная кожура составлена производными обоих интегументов. Теста состоит из 2—3 слоев крупных тонкостенных, покрытых тонкой кутикулой бесцветных клеток, которые заполняют пространство между ребрами семени. Межинтегументальная кутикула очень толстая. Тегмен 2-слойный. Экзотегмен образован небольшими прямоугольными клетками с развитыми утолщениями наружной стенки, эндотегмен — клетками разной величины, которые в межреберье сравнительно некрупные, прямоугольные, а в ребрах — резко радиально вытянутые, тонкостенные, с развитым утолщением внутренней стенки. Именно разрастание части клеток эндотегмена обусловливает бороздчатость поверхности семени. Оба слоя тегмена заполнены флобафенами. В рафе отмечено разрастание обоих слоев тегмена, но эндотегмен разрастается сильнее, часть его клеток разрушается, образуются полости. Кутикула между спермодермой и эндоспермом толстая. Эндосперм руминированный, в остальном структура эндосперма и зародыша сходна с таковой у предыдущих родов (рис. 1, *4*, *5*).

Род *Hypoxis*. В роде насчитывается около 100 видов, произрастающих в Америке, Африке, Восточной Азии, Индо-Малайзии и в Австралии. Изучены юго-восточноазиатский вид *H. aurea* Lour. (Санкт-Петербург, БИН), австралийский *H. hygrometrica* (L.) Covelle (Великобритания, Ливерпуль), южноафриканские виды *H. rooperi* T. Moore (Великобритания, Серей) и *H. villosa* L. (Португалия, Коимбра, коллекция Ботанического сада Института ботаники НАН Армении, Ереван). Характерные местообитания видов рода — открытые травянистые склоны.

Завязь нижняя, число плодолистиков обычно равно 3 (Dahlgren et al., 1985), но у изученного экземпляра завязь была 5-гнездная. Плодолистики полностью срастались лишь в нижней части завязи (рис. 1, *6*), а в верхней — они лишь сближались; на этом же участке завязи развиваются септальные нектарники, их железистый эпителий формируется на маргинальных участках плодолистиков; в апикальной части завязи септальные нектарники сливаются в единый общий канал. На пограничных с этим каналом участках паренхимы развиваются образования типа млечников. Следует также отметить наличие простых длинных волосков, которые располагаются группами по 5—6 на верхней эпидерме завязи. Выстилающая эпидерма выделяется радиально вытянутой формой клеток и незначительно утолщенной внутренней стенкой тангенциально ориентированных прямоугольных клеток.

Зрелый плод — 3-гнездная коробочка, на которой сохраняются части цветка. Как структурную особенность плода следует отметить то, что вся его ткань, за исключением выстилающей эпидермы, составлена одинаковыми тонкостенными клетками, среди которых наружная эпидерма выделяется только наличием тонкой кутикулы. В массе клеток основной паренхимы стенки плода встречаются идиобласты с рафидами. Выстилающая эпидерма состоит из овальных по форме клеток с равномерно утолщенными стенками, пронизанными порами и пропитанными танинами.

Семязачатки анатропные, с двумя интегументами (наружный интегумент состоит из 3 слоев крупных клеток, внутренний — из 3 слоев более мелких клеток); в нуцеллусе выделяются клетки эпи- и гипостазы, в париетальной части семязачатка хорошо сохраняются клетки нуцеллярной эпидермы, остальные 1—2 слоя нуцеллуса имеют следы деструкции (рис. 1, *7*).

Зрелые семена небольшие, черные, почти шаровидные, при небольшом увеличении заметны их сплюснутость в 3 гранях, неравномерная пупырчатость поверхности; на семени сохраняется остаток фуникулуса в виде небольшого носика.

Семенная кожура составлена производными обоих интегументов. Теста 3—4-слойная. Экзотеста состоит из прямоугольных, радиально вытянутых клеток с развитыми утолщениями наружной стенки и верхней трети радиальных, утолщенные участки пронизаны мелкими порами, клетки септированные; меланины, заполняющие экзотесту, полностью маскируют эту структуру. Интересно отметить, что у видов *Hypoxis* при обработке жавелевой водой (Оганезова, 1985) меланины из клеточных стенок выводятся быстрее, чем из клеточных полостей (это очень характерно для других «меланиновых» родов из родства драценовых, спаржевых и некоторых других; Оганезова, 1981, 1987). Дуговидно выгнутые наружные клеточные стенки экзотесты обусловливают пупырчатость поверхности семени. Мезотеста состоит из 1—2 слоев тонкостенных, тангенциально вытянутых клеток, эндотеста — тоже из тангенциально вытянутых, заполненных флобафенами клеток, тегмен — из 2 слоев мелких сжатых клеток. У *H. rooperi* флобафенов в семенной кожуре не было, и только в области рафе в тегмене у этого вида накапливаются флобафены. Все кутикулы тонкие. Местами сохраняются 1—2 слоя нуцеллуса, который в остальных частях семени сжимается. Эндосперм скудный, его клетки тонкостенные, запасают жиры и белки (рис. 1, *8*).

Структура зародыша у видов *Hypoxis* значительно отличается от таковой у представителей сем. *Haemodoraceae* (Оганезова, 1993). Зародыш линейный, осевой, по длине равен примерно 2/3 диаметра семени, морфологически дифференцирован слабо, но в нем выделяются меристемы корешка, почечки со сформированным конусом нарастания. Проводящая система представлена тяжами прокамбия в семядоле, гипокотиле и корешке (рис. 1, *9*).

Род *Curculigo*. Небольшой (10 видов) тропический род. Изучен *C. recurvata* Dryand. (Швейцария, Гален), который встречается в субтропиках Гималаев и далее на юг до Шри-Ланки, п-ова Индокитай, Южного Китая. Малайи и Австралии (индомалезийский род).

Плод развивается из нижней завязи, ягодообразный, сочный, с множеством семян. На поверхности плода есть звездчатые волоски, в его основной паренхиме встречаются идиобласты с рафидами.

Зрелые семена мелкие, почти шаровидные, с носиком, черные. Семенная кожура образована производными обоих интегументов. Теста составлена крупными, почти изодиаметрическими клетками, структура которых полностью маскируется меланинами, мезотеста — тангенциально вытянутыми, узкими клетками, тоже заполненными меланинами, эндотеста — прямоугольными клетками с незначительным равномерным утолщением стенок. Клеточные полости этого и последующих слоев заполнены красновато-коричневым веществом, которое в отличие от флобафенов очень легко вымывается. Тегмен состоит из 2 слоев тонкостенных клеток, местами один из слоев сжимается, иногда отмечаются сжатые остатки клеток нуцеллуса. Кутикулы тонкие. Структура эндосперма и зародыша сходна с таковой у предыдущего рода. L. Pijl (1951) на семенах *C. orchioides* обнаружил элайосомы, которые являются частью плаценты. Их отсутствие у *C. recurvata* он связывает с распространением этого вида во влажных лесах, в которых нет муравьев.

Род *Tacca*. Сравнительно небольшой (30 видов) род, произрастающий в тропиках, в основном в Юго-Восточной Азии (Carter, 1962). Изучены *T. in-*

tegrifolia Ker-Gawl. (ФРГ, Байрег; Великобритания, Оксфорд), *T. chantrieri* Andre (Франция, Нанси; ФРГ, Дюссельдорф), оба вида индомалезийские. Характерные местообитания видов рода — влажные тропические леса.

Зрелые семена полулунной формы, но ложбинка заполнена разросшимся покровом семени. Поверхность семени покрыта глубокими продольными бороздами, семена красновато-коричневые. Согласно работе E. Drenth (1972), семена распространяются водой, но не исключена орнито- и мирмекохория, хотя автор подчеркивает, что это лишь умозрительное заключение.

Семенная кожура составлена производными обоих интегументов. Теста состоит из 2 слоев клеток. Клетки экзотесты небольшие, прямоугольные, с неравномерно утолщенными наружными стенками. Наружная кутикула тонкая. Эндотеста составлена клетками, размеры и форма которых значительно варьируют от небольших, почти изодиаметрических или несколько радиально вытянутых до очень крупных, в очертаниях треугольных. Клеточные стенки в этом слое значительно утолщенные, с порами. Клетки этого слоя особенно сильно разрастаются в области ложбинки семени и заполняют ее. Клеточные стенки экзотесты коричневого цвета, вероятно, пропитаны дубильными веществами. Клеточные полости эндотесты заполнены желтым зернистым содержимым. Межинтегументальная кутикула хорошо выражена. Тегмен также 2-слойный. Экзотегмен состоит из радиально вытянутых клеток, которые разрастаются синхронно с клетками эндотесты. Разрастание этих 2 слоев обусловливает бороздчатость поверхности семени. В промежутках между гребнями бороздок клетки экзотегмена небольшие, почти изодиаметрические. В клетках этого слоя развиты утолщения наружных и антиклинальных стенок, утолщение неравномерное, пористое, клеточные стенки пропитаны флобафенами. Эндотегмен состоит из небольших прямоугольных клеток с развитыми утолщениями наружных и антиклинальных стенок. Кутикула, подстилающая семенную кожуру, также хорошо развита. Эндосперм довольно мощный, многослойный, составлен тонкостенными клетками, запасающими жиры и белки. Зародыш маленький, базальный, грушевидный, морфологически и анатомически не дифференцированный (рис. 2, *1, 2*).

Род *Schizocapsa*. Монотипный род с единственным видом *S. plantaginea* Hance (Швейцария, Базель; ФРГ, Аахен), характерным для сухих смешанных лесов Таиланда, Китая, Северного Вьетнама, Лаоса (индокитайский вид). Монограф семейства Drenth (1972) рассматривает его в качестве синонима рода *Tacca*, считая, что единственный разграничивающий роды признак — структура околоплодника (ягодовидный плод у видов *Tacca* и более сухой у *Schizocapsa*) — не может служить основанием для признания самостоятельности последнего.

Зрелое семя *Schizocapsa* морфологически отличается от семян рода *Tacca*. Семена вальковатые, бороздчатые, с заостренными концами, темно-коричневые.

Структура семенной кожуры напоминает таковую у видов *Tacca*. В отличие от *Tacca* теста 3-слойная, экзотеста снабжена многочисленными простыми волосками, которые изредка разветвляются. Среди клеток мезотесты встречаются идиобласты с рафидами. Клетки всех слоев семенной кожуры более мелкие, чем у видов *Tacca*, клетки эндотегмена прямоугольные, тангенциально вытянутые. Один из изученных экземпляров отличался от остальных наличием в клетках тегмена вещества лилового цвета, которое легко вымывалось из срезов раствором глицерина со спиртом (феналеномы?). В клетках тегмена присутствуют зерна крахмала. Структура эндосперма и зародыша сходна с таковой у видов *Tacca*, но зародыш по форме шаровидный.

Ранее Huber (1969) были описаны некоторые виды родов *Anigosanthos, Lachnanthes, Wachendorfia, Hypoxis, Tacca*. Наши данные не противоречат его описаниям; некоторые различия, вероятно, связаны с видовой спецификой.

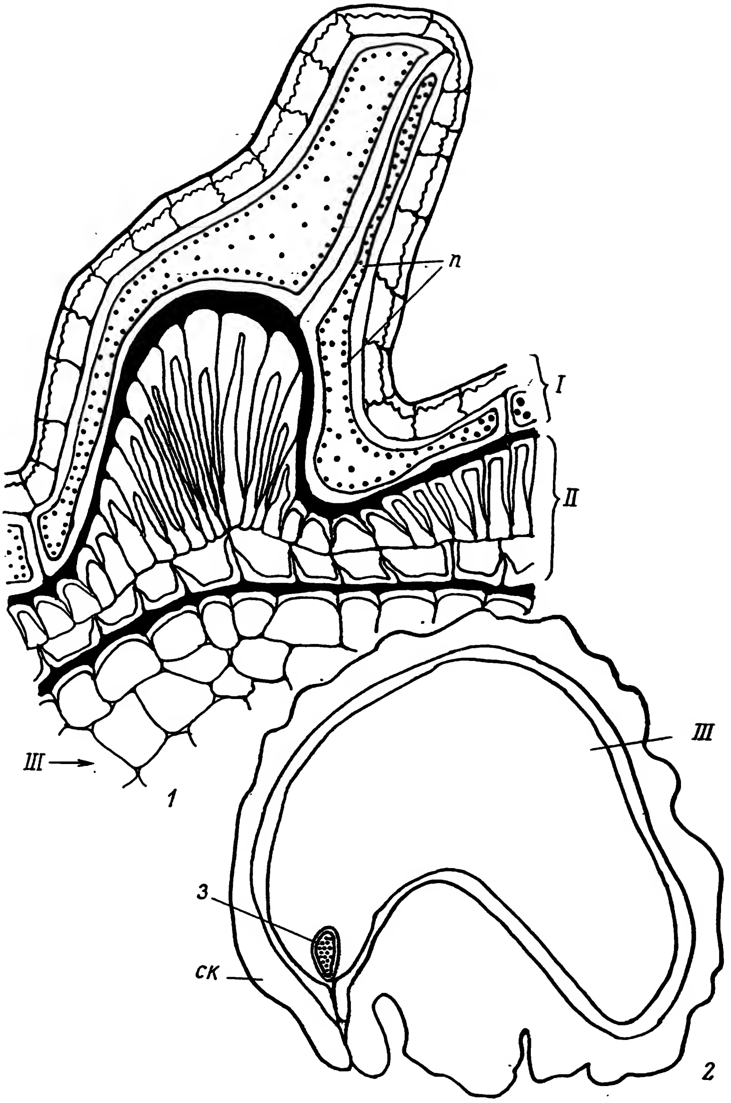


Рис. 2. Схематическое изображение анатомической структуры фрагмента семени (*1*) и среза семени с зародышем (*2*) у *Tacca chantrieri.*

1 — ×280, *2* — ×1.5. *п* — поры. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Обсуждение результатов

В соответствии с приведенными выше данными можно сделать следующие выводы. Отличительными особенностями структуры семени гемодоровых (включая коностилиевые) являются сохранение в зрелом семени производных обоих интегументов; заметно более сложная дифференциация тегмена по сравнению с тестой; накопление в семенной кожуре флобафенов наряду с другими пигментами типа феналёномов; сложная структура запасающей ткани — дифференциация алейронового слоя, в клетках которого накапливаются жиры и белки, при тонкостенности клеток остальной ткани эндосперма, накапливающих крахмал; морфологически и анатомически не дифференцированный зародыш, в тканях которого также содержится крахмал; присутствие внеинтегументальных придатков семени, представляющих собой остатки плаценты или других тканей завязи.

Отличительными особенностями структуры семени гипоксисовых являются сохранение в зрелом семени производных обоих интегументов; значительная дифференциация тканей наружного интегумента при практически не дифференцированном на ткани внутреннем интегументе; наличие меланинов в качестве основного типа пигмента в семенной кожуре, накапливающихся в тесте, при встречаемости также флобафенов и других типов пигментов; отсутствие отличий в структуре эндосперма по сравнению с другими таксонами родства лилейных; запасание эндоспермом жиров и белков; линейный осевой зародыш, дифференцированный на корешок, почечку со сформированным конусом нарастания, с проводящим пучком семядоли.

Отличительными особенностями структуры семени такковых являются сохранение в зрелом семени и примерно равная степень дифференциации обоих интегументов; наличие в качестве основного типа пигмента семенной кожуры — флобафенов — наряду с другими типами пигментов; отсутствие отличий в структуре эндосперма по сравнению с таковой у других таксонов родства лилейных; анатомически и морфологически не дифференцированный зародыш.

Если сравнить полученные показатели с таковыми для других семейств родства лилейных, то можно отметить следующее. По структуре семени представители сем. *Hypoxidaceae* вполне укладываются в выделяемый нами порядок *Asparagales* наряду с семействами *Asparagaceae* s. l., *Trilliaceae, Luzuriagaceae, Dracaenaceae* s. l., *Phormiaceae, Blandfordiaceae, Smilacaceae.* В этом порядке объединены семейства, у которых морфологические признаки вегетативной и генеративной сфер еще не обладают выраженностью двух основных адаптивных тенденций, характерных для всего родства лилейных, — тенденций к ксеро- и мезоморфности (Оганезова, 1989). На наш взгляд, именно отсутствие такой дифференциации определяет набор признаков, характеризующих порядок *Asparagales.* К комплексу этих признаков относятся сохранение в зрелом семени производных как одного, так и обоих интегументов; накопление в семенной кожуре как меланинов, так и флобафенов (иногда и других типов пигментов; более того, именно в этом порядке есть таксоны, в семенной кожуре которых накапливаются и флобафены, и меланины); большое разнообразие жизненных форм (деревья, кустарники, многолетние травы, лианы); определенная тенденция к однополовости цветка, хотя таксоны с двуполыми цветками доминируют; выраженная у некоторых таксонов редукция вегетативной сферы, особенно листа (роды *Asparagus, Ruscus* и др.) наряду с хорошо дифференцированным, даже черешчатым (что редко наблюдается у однодольных) листом у других таксонов (*Smilax*). Особо следует отметить тип дифференциации зародыша в порядке *Asparagales.* Недифференцированный зародыш в этом порядке представлен только в сем. *Trilliaceae*, тогда как у представителей остальных семейств порядка зародыш варьирует от более или менее дифференцированного, в котором выделяются отдельные очаги меристемы корешка и почечки и намечается проводящий пучок в семядоле (семейства *Smilacaceae, Asparagaceae*), до дифференцированного, в котором формируется конус нарастания почечки и проявляются другие признаки усиливающейся дифференциации (остальные семейства порядка *Asparagales* (Оганезова, 1993)). Таким образом, и по этому признаку порядок имеет достаточно широкую амплитуду вариабельности. География порядка *Asparagales* также интересна: его таксоны примерно одинаково представлены в очагах как мезофильной «флоры гинкго», так и ксерофильной «флоры вельвичии»[2] (Оганезова, 1991a). Ранее нами были обоснованы близость и генетические связи этого порядка с выделенным порядком *Asphodelales* sensu Oganezowa

---

[2] Термины взяты из работы М. Г. Попова (1983).

(1989), в состав которого входят семейства *Amaryllidaceae*, *Agavaceae* и др. Родство гипоксисовых с этими семействами отмечалось еще F. Pax (1889a,b) и другими авторами, включавшими сем. *Hypoxidaceae* в сем. *Amaryllidaceae* (в составе которого рассматривались и агавовые), хотя с признанием новых статусов этих таксонов отмеченное родство оказалось более отдаленным, чем это предполагалось.

Родство же гемодоровых с сем. *Hypoxidaceae*, как и с порядком *Asparagales*, не подтверждается. Для этого порядка и вообще для всего надпорядка *Asparaganae* не характерны процессы глубокой дифференциации в тканях внутреннего интегумента; параллели можно найти также у таксонов из надпорядка *Lilianae* sensu Oganezowa (1989). Что касается структуры и запасающих веществ эндосперма, то это — признаки, по которым гемодоровые выделяются из всего родства лилейных (у некоторых родов из сем. *Amaryllidaceae* нами отмечалось запасание в эндосперме крахмала вместо обычных для лилейных жиров и белков, но это сочеталось с высокодифференцированным типом зародыша, отсутствием покоя и потому укладывалось в морфолого-экологический ряд типов семян в родстве лилейных; Оганезова, 1990).

Основываясь на сходстве в структуре и химическом составе семенной кожуры, ранее мы включали сем. *Haemodoraceae* в ранге отдельного порядка в надпорядок *Lilianae*, подчеркивая спорность такого определения их места в системе однодольных (Оганезова, 1989). Эти сомнения остаются и сейчас, поскольку в комплексе признаки структуры семени гемодоровых не имеют аналогов среди таксонов родства лилейных. Остальные признаки вегетативной и генеративной сфер (травы с подземным корневищем, клубнем или луковицей; в корнях дифференцируются сосуды с лестничными или простыми перфорациями; Cheadle, 1963; Wagner, 1977; цветки двуполые, с фиксированным числом частей цветка, кратным 3; завязь нижняя, есть септальные нектарники), особенности географического распространения (центром их родового и видового многообразия является Австралия, отмечены еще два центра — в Южной Америке и Южной Африке; Dahlgren et al., 1985; Оганезова, 1991a) не дают оснований для выделения гемодоровых из состава родства лилейных, в частности надпорядка *Lilianae.* Для сравнения приведем те же сведения по некоторым семействам этого же надпорядка. Так, например, для сем. *Liliaceae* s. str. характерны следующие признаки: основная жизненная форма — многолетние травы с подземной луковицей с 1—2 или множеством запасающих чешуй; цветки обоеполые, с фиксированным и кратным 3 числом частей цветка, завязь верхняя; в корнях дифференцируются сосуды с лестничными перфорациями; нектарники лепестковые; в зрелом семени сохраняются производные обоих интегументов, но внутренний интегумент лишен признаков специализации; в тесте накапливаются флобафены, зародыш слабо дифференцированный; центром родового многообразия семейства является Восточная Азия, на территории Древнего Средиземноморья (особенно Средней Азии) находятся центры видового многообразия ряда крупных родов.

Для сем. *Colchicaceae* характерны следующие признаки: многолетние травы с подземной крахмалсодержащей клубнелуковицей, сосуды с лестничной перфорацией в корнях и только у одного рода (*Sandersonia*) — в стебле; цветки трехмерные, число их частей фиксировано; завязь верхняя; цветки обычно обоеполые, есть тенденция к раздельнополовости; нектарники тычиночные; в зрелом семени сохраняются и активно функционируют производные обоих интегументов, в которых накапливаются флобафены, ткани внутреннего интегумента значительно дифференцируются; зародыш варьирует от нерасчлененного (типа проэмбрио) до дифференцированного на корешок, почечку и семядолю с прокамбиальной проводящей системой; основным центром родового и заметным центром видового многообразия семейства является Южная Африка, но мощные иррадиации в Австралию и Средиземноморье несомненны.

Для сем. *Iridaceae* характерно преобладание многолетних трав с подземным корневищем или клубнелуковицей и редко — с луковицей; есть несколько родов с древеснеющими надземными побегами; сосуды с простыми или лестничными перфорациями имеются в корнях и только у рода *Sisyrinchium* — в стеблях и листьях; обычно обоеполые цветки, число частей цветка фиксировано и кратно 3, завязь нижняя, нектарники главным образом септальные, но есть группы с лепестковыми нектарниками; в зрелом семени сохраняются и активно функционируют хорошо дифференцированные производные обоих интегументов, в семенной кожуре накапливаются флобафены; в зародыше дифференцированы корешок, почечка, семядоля с прокамбиальной проводящей системой.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что по признакам вегетативной и частично генеративной сфер представители гемодоровых вполне вписываются в морфологический ряд надпорядка *Lilianae*. Географическое распространение гемодоровых также не отличает их от остальных *Lilianae*. И только структурный комплекс семени гемодоровых можно охарактеризовать как уникальный в родстве лилейных.[3] Безусловно, этот вопрос нельзя решить без исследования однодольных в более широком аспекте, тем более что существует мнение о родстве гемодоровых с бромелиевыми (Dahlgren et al., 1985). Не имея возможности такого сравнения, мы ограничиваемся только констатацией их обособления от одной группы родства с сем. *Hypoxidaceae* и подчеркиваем их определенное сходство с намеченным нами надпорядком *Lilianae*.

Сем. *Taccaceae* с некоторыми оговорками включалось нами в качестве отдельного порядка в надпорядок *Lilianae* (Оганезова, 1989). Ни морфологически (травы с подземным корневищем или клубнем, в котором содержится крахмал; сосуды с лестничными перфорациями, обнаруженные в корнях; обоеполые цветки с фиксированным, кратным 3 числом частей, нижняя завязь, лишенная внутренних перегородок, наличие у некоторых видов септальных нектарников), ни географически (21 вид рода *Tacca* имеет пантропическое распространение, еще 1 вид встречается в тропической Южной Америке, остальные виды семейства не выходят за пределы Индо-Малайзии и Юго-Восточной Азии) они не вычленяются из этой группы родства. Что же касается структуры семени, то характерные для такковых явления — сохранение в зрелом семени обоих интегументов и примерно равная степень их дифференциации — свойственны также колхиковым и ирисовым. Нет различий и по типу запасающей ткани, и по характеру запасных веществ. Таким образом, структурный комплекс семени представителей такковых также не противоречит их включению в состав надпорядка *Lilianae*.

Несколько слов об объеме сем. *Hypoxidaceae*, а именно о включении в его состав родов *Campynema* и *Campynemantha*, на котором настаивают D. Geerinck (1969), J. Hutchinson (1973, 1979), B. Stone (1986). У нас нет оригинального материала, но, принимая во внимание описания макро- (Stone, 1986) и микроморфологии семян (Huber, 1969), структуры зародыша (Dahlgren, Lu, 1985), а также характерные особенности структуры семян мелантиевых (Оганезова, 1984), мы разделяем точку зрения Dahlgren с соавт. (Dahlgren et al., 1985;

---

[3] С одной стороны, заниженная оценка таксономической значимости морфологических (особенно макроморфологических) признаков у однодольных по сравнению с двудольными, отмечавшаяся нами ранее, возможно, связана с меньшей изученностью однодольных и соответственно с недостаточной выявленностью таксономической значимости этих признаков. С другой стороны, видимо, следует признать объективно существующую значительно меньшую морфологическую дифференциацию однодольных по сравнению с двудольными (Оганезова, 1991б), что можно связать с их происхождением от травянистых предков. Жизненная форма трав в качестве анцестральной свидетельствует об изначально более низком уровне избыточности генетического материала, следовательно, уменьшается значимость одного из главных факторов эволюции (Черносвитов, 1992). Возможно, именно этой причиной определяются значительно меньшее разнообразие и потому меньшее значение однодольных (по сравнению с двудольными) в экосистеме Земли.

Dahlgren, Lu, 1985) относительно исключения *Campynema* и *Campynemantha* из сем. *Hypoxidaceae* и включения их в состав сем. *Melanthiaceae* s. str. Это обусловлено не только принципиальным сходством структуры семени (сохранение в зрелом семени производных обоих интегументов, примерно одинаково выраженная степень их дифференциации, накопление флобафенов в семенной кожуре, скудный эндосперм, состоящий из тонкостенных клеток, сравнительно слабо дифференцированный зародыш), но и вариабельностью самих мелантиевых.

Сем. *Hypoxidaceae* мы включаем в состав порядка *Asparagales* sensu Oganezowa (1989), который вместе с порядком *Asphodelales* составляет надпорядок *Asparaganae*. Такое определение систематического положения этого семейства близко к интерпретации Huber (1969) и Dahlgren с соавт. (1985), а также снимает колебания систематиков по признанию самостоятельности этого семейства либо сохранению его в составе сем. *Amaryllidaceae*, которое также относится к этой группе родства.

Сем. *Haemodoraceae* обладает уникальным набором признаков структуры семени, по которым оно выделяется из всего родства лилейных. Однако следует отметить, что в структуре семенной кожуры представителей гемодоровых и семейств надпорядка *Lilianae* sensu Oganezowa (1989) есть и принципиальное сходство. Вероятно, вопрос о систематическом положении сем. *Haemodoraceae* следует решать с привлечением данных по другим группам отнодольных.

В структуре семени представителей коностилиевых нами не обнаружены признаки, на основе которых можно было бы выделить самостоятельное сем. *Conostylidaceae*, поэтому мы считаем необходимым включить коностилиевые в объем сем. *Haemodoraceae*.

Сем. *Taccaceae*, по нашим данным, необходимо включить в состав надпорядка *Lilianae* sensu Oganezowa (1989) в ранге монотипного порядка *Taccales*. Следует также заметить, что роды *Tacca* и *Schizocapsa* различаются по особенностям не только плода, но и семени, что можно использовать как еще один аргумент в пользу сохранения самостоятельности *Schizocapsa*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Немирович-Данченко Е. Н. Сем. *Haemodoraceae*, сем. *Hypoxidaceae* // Сравнительная анатомия семян. Т. 1. Однодольные. Л., 1985. С. 108—119.

Оганезова Г. Г. Об анатомической структуре плода и семени некоторых лилейных в связи с систематикой семейства *Liliaceae* (*Lilioideae*) // Биол. журн. Армении. 1980. Т. 33. № 5. С. 487—495.

Оганезова Г. Г. Анатомическая структура плода и семени представителей подсемейства *Asparagoideae* в связи с систематикой // Флора, растительность и растительные ресурсы АрмССР. Ереван, 1981. Вып. 8. С. 131—148.

Оганезова Г. Г. Морфолого-анатомические особенности плода и семени оболочек некоторых представителей подсемейства *Melanthioideae* s. str. (*Liliaceae*) в связи с их систематикой и филогенией // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 6. С. 772—781.

Оганезова Г. Г. Систематическое положение некоторых спорных для *Asphodeloideae* (*Liliaceae*) родов по данным анатомической структуры плодов и семян // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 8. С. 1009—1020.

Оганезова Г. Г. Сравнительная анатомия семян и система лилейных: Автореф. дис.....д-ра биол. наук. Ереван, 1989. 40 с.

Оганезова Г. Г. Особенности структуры плода и семени некоторых амариллисовых (*Amaryllidaceae*) в связи с их систематикой и филогенией // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 5. С. 615—630.

Оганезова Г. Г. Особенности географического распространения лилейных и близких к ним таксонов // Флора, растительность и растительные ресурсы Армении. Ереван, 1991а. Вып. 13. С. 154—183.

Оганезова Г. Г. Таксоны однодольных и двудольных: почему у них должны быть разные морфологические критерии? // Общебиологические аспекты филогении растений. Матер. VIII Московск. совещ. по филогении растений. М., 1991б. С. 84—86.

Оганезова Г. Г. О структуре зародыша в родстве лилейных и возможностях ее использования в систематике // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 12. С. 9—23.

Попов М. Г. Основные черты истории развития флоры Средней Азии // Филогения, флорогенетика, флорография, систематика. Киев, 1983. Т. 1. С. 68—116.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.—Л., 1966. 611 с.

Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л., 1970. 145 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Черносвитов П. Ю. Избыточность как главный фактор эволюции // Природа. 1992. № 4. С. 19—25.

Bentham G., Hooker J. D. Genera plantarum. Vol. 3. London, 1883. 1258 p.

Bessey C. E. The phylogenetic taxonomy of flowering plants // Ann. Mis. Bot. Gard. 1915. Vol. 2. P. 109—164.

Carter S. Taccaceae. Flora of Tropical East Africa. London, 1962. 4 p.

Cheadle V. I. Vessels in *Haemodorales* // Phytomorphology. 1963. Vol. 18. P. 412—420.

Dahlgren R., Clifford H. T. The monocotyledons: a comparative study. London.—N. Y. etc., 1982. 377 p.

Dahlgren R., Clifford H. T., Yeo P. F. The families of the Monocotyledons. Berlin—Heidelberg—N. Y.—Tokyo, 1985. 520 p.

Dahlgren R., Lu A.-M. Campynemanthe (*Campynemaceae*). Morphology, microsporogenesis, early ovule ontogeny and relationships // Nord. J. Bot. 1985. Vol. 5. P. 321—330.

Drenth E. A revision of the family *Taccaceae* // Blumea. 1972. Vol. 20. N 2. P. 367—406.

Geerinck D. Genera des *Haemodoraceae* et des *Hypoxidaceae* // Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 1969. Vol. 39. P. 47—82.

Hallier H. L'origine et le systême phylêtique des Angiosperms exposês â l'aide de leur arbre gênealogique // Arch. Nêerl. Sci. Exact. Nat. Ser. 1912. Vol. 1. P. 146—234.

Hamann U. Merkmalsbestand und Verwandtschafts bezichungen der «*Farinosae*» // Willdenovia. 1961. Vol. 2. P. 639—768.

Huber H. Die Samermerkmale und Verwandtschaftsverhältnisse der Liliifloren // Mitt. Bot. Staatsamml. München, 1969. Bd 8. H. 2. S. 219—538.

Hutchinson J. The families of flowering plants. London, 1973. 968 p.

Hutchinson J. The families of flowering plants. Oxford, 1979. 968 p.

Lindley J. The vegetable kingdom. London, 1853. 908 p.

Melchior H. Reiche Lilieflorae // A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin, 1964. Aufl. 12. Bd 2. S. 513—543.

Pax F. Taccaceae // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1889a. Teil 11. 5 Abt. S. 127—130.

Pax F. Amaryllidaceae // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1889b. Teil 11. 5 Abt. S. 97—124.

Pax F., Hoffmann K. Amaryllidaceae // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1930. Bd 15a. S. 391—430.

Pijl L. van der. On the morphology of some tropical plants: *Gloriosa, Bougainvillea, Houckenya* and *Rottboelia* // Phytomorphology. 1951. Vol. 1. N 3-4. P. 185—188.

Skottsberg C. Växternas Liv. Populärvetenskaplig Handbook. Bd 5. Stocholm, 1940. 254 S.

Stone B. C. Yellow Stars: a brief introduction to the *Hypoxidaceae* // Herbertia. 1986. Vol. 42. P. 51—57.

Thorne R. An updated phylogenetic classification of the flowering plants // Aliso. 1992. Vol. 13. N 2. P. 365—389.

Tieghem Van P. Elêments de Botanique. Vol. 2. Paris, 1898. 612 p.

Wagner P. Vessels types of the monocotyledons: a survey // Bot. Notiser. 1977. Vol. 130. P. 383—402.

Wettstein R. von. Handbuch der systematischen Botanik. Aufl. 4. Wien, 1901. 654 S.

Zavada M., Xue Lin Xu, Edwards J. M. On the taxonomic status of *Lophiola aurea* Ker-Gawler // Rhodora. 1983. Vol. 85. N. 842. P. 73—81.

Институт ботаники НАН Армении
Ереван

Получено 24 XI 1993

SUMMARY

Based on the original data on the seed structure (seed coat, storage tissues, embryo) and on their comparision with macromorphological and geographical features of the *Haemodoraceae, Hypoxidaceae* and *Taccaceae*, the members of the family *Hypoxidaceae* should be included in the order *Asparagales* (of the superorder *Asparaganae* sensu Oganezowa, 1989) and the family *Haemodoraceae* should be excluded from the *Liliiflorae* affinities in their traditional understanding (as complex of the families *Liliaceae* s. l., *Amaryllidaceae* s. l., *Iridaceae*). Some similarity and possible intimacy between the *Haemodoraceae* and the superorder *Lilianae* are emphasized. The *Taccaceae* is included in the superorder *Lilianae* as the separate order *Taccales.*

УДК 581.9 (-922.2) (268.42)
© 1995

О. В. Ребристая

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ ОСТРОВА БЕЛОГО (КАРСКОЕ МОРЕ)

O. V. REBRISTAYA. VASCULAR PLANTS OF THE BELY (WHITE) ISLAND (KARA SEA)

Приведен аннотированный список и дан таксономический и географический анализ флоры о-ва Белого (Карское море). На острове, расположенном в подзоне арктических тундр, найдено 75 видов сосудистых растений, относящихся к 34 родам и 16 семействам. Доминируют семейства *Poaceae* и *Cyperaceae* (20 и 11 видов); среди долготных географических групп абсолютно преобладают циркумполярные виды (70.7 %), среди широтных — виды арктической фракции (78.7 %) (арктические виды — 52, арктоальпийские — 26.7 %). Наиболее многочисленны среднеактивные (III класс) и неактивные (I класс) виды. Обилие неактивных и малоактивных видов позволяет предположить возможность расширения экологической амплитуды этих видов, дальнейшее расселение их на острове. Флора острова представляет интерес как образец молодой (постплейстоценовой) арктической флоры, недавно заселившей осушенный шельф Северного Ледовитого океана и находящейся в стадии формирования. Отсутствие антропогенного воздействия позволяет вести наблюдения за ходом естественных процессов.

О-в Белый расположен в южной части Карского моря в непосредственной близости от северной оконечности п-ова Ямал и отделен от него неширокими мелководным проливом Малыгина. Площадь острова около 2500 км^2, географические координаты 73—73.5° с. ш., 70—71.75° в. д. Согласно ботанико-географическому и флористическому районированию Арктики (Юрцев и др., 1978), остров расположен в подзоне арктических тундр, в Ямало-Гыданской подпровинции Европейско-Западносибирской провинции Арктической флористической области.

Впервые упоминание о растениях с о-ва Белого мы находим в работе Э. Траутфеттера (Trautvetter, 1880), который привел 4 вида, собранных в 1877 г. А. Шванебахом. В 1878 г. остров посетила экспедиция А. Норденшельда; во время короткой стоянки членами экспедиции был собран небольшой гербарий споровых и сосудистых растений. Ботаник экспедиции F. Kjellman (1883) привел для острова 17 видов сосудистых растений. Этим практически исчерпывались все сведения о флоре острова.[1]

Летом 1984 г. отрядом 2-й полярной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) АН СССР в течение 17 дней (16 VII—3 VIII) проводилось ботанико-географическое обследование острова. Был собран гербарий сосудистых растений, листостебельных и печеночных мхов, лишайников, описаны основные растительные группировки. Материалы по флоре споровых растений опубликованы (Андреев и др., 1987; Волкова, Ребристая, 1987; Жукова, Ребристая, 1987), статья о растительности острова готовится к печати.

Остров находится в сфере воздействия атлантических воздушных масс, в результате чего положительная температура воздуха наблюдается в июле, августе и сентябре, самый теплый месяц — август (среднемесячная температура

---

[1] В 1970 г. на о-ве Белом работала экспедиция Института Арктики и Антарктики (ААНИИ), однако ботанические материалы ее опубликованы не были.

+5.3 °С). Осадков выпадает (160)250(320) мм в год, более 1/3 — в летнее время в виде туманов и моросящих дождей. Снежный покров, глубина которого достигает 50 см, устанавливается в начале октября и сходит, как правило, в начале июля (Справочник по климату, 1965). Вегетационный период из-за сдвига положительных температур на осень длится менее 2 мес: в 1984 г. вегетация началась лишь в 3-й декаде июля, а в конце августа растительность уже вся высохла.

Остров представляет собой недавно осушенную часть шельфа Карского моря. Это низкая морская терраса — заозеренная и заболоченная равнина, сложенная морскими и озерно-морскими песчаными и суглинистыми отложениями. Средняя высота острова около 10 м над ур. м. (максимальная — 23 м). Возраст — позднеплейстоценовый. По данным В. В. Иванова и В. М. Макеева (1987), в голоцене уровень Карского моря повышался и площадь острова значительно сокращалась. В настоящее время зафиксировано поднятие северной части п-ова Ямал и о-ва Белого, о чем свидетельствует большое количество осушенных озер.

В растительности острова преобладают различные варианты злаковых (*Dupontia fisheri, Heirochloë pauciflora, Arctophila fulva*) и пушицево-осоковых (*Eriophorum russeolum, E. polystachion, Carex concolor*) гипновых болот (нередко с участием сфагновых мхов), плоско-полигональных комплексов на плоских участках водоразделов и ивково(*Salix nummularia*)-ракомитриево-гимномитриевых тундр на едва выпуклых песчаных окраинах депрессий. На увалах, сложенных суглинками и распространенных преимущественно в юго-восточной части острова, развиты ивково(*Salix polaris*)-моховые и ивково-осоково(*Carex arctisibirica*)-моховые (*Hylocomium splendens* var. *alascanum, Aulacomnium turgidum, Dicranum angustum*) тундры, наиболее богатым вариантом которых является дриадово(*Dryas punctata*)-ивково(*Salix polaris*)-осоково(*Carex arctisibirica*)-моховая бугорково-пятнистая тундра. Большие пространства на месте осушенных озер заняты песками разной степени задернованности, особенно широко они распространены в северной и восточной частях острова. Краевая часть морской террасы (высокий берег острова) занята ивково(*Salix nummularia*)-гимномитриевыми куртинно-пятнистыми тундрами, а пологие склоны покрыты разнотравно-злаковыми (*Potentilla hyparctica, Alopecurus alpinus, Calamagrostis holmii*) группировками. По берегам мелководных заливов, в устьях рек и вдоль низменного берега острова широко распространены галофитные группировки с доминированием *Puccinellia phryganodes, Carex subspathacea, Calamagrostis deschampsioides, Dupontia psilosantha, Stellaria humifusa* и др.

В целом для острова характерны песчаные грунты, сильная заболоченность, фациальная бедность, однообразие экотопов, что вместе с общей молодостью территории негативно отражается на видовом разнообразии растительных группировок и всей флоры.

В аннотированном списке сосудистых растений, найденных нами на острове, для каждого вида указаны географические группы, местообитания, относительная широта экологической амплитуды, характер распределения по территории, а также средняя численность вида в обычных для него экотопах. Все эти показатели дают представление о ландшафтной активности вида.

Для выделения ступеней активности применена предложенная Б. А. Юрцевым (1968) шкала с обратным порядком балльных оценок: V — особоактивные виды, IV — высокоактивные, III — среднеактивные, II — малоактивные, I — неактивные (табл. 1).

Названия широтных и долготных географических групп приведены по схеме, разработанной для Западносибирской Арктики (Ребристая и др., 1989). Долготные группы / широтные группы: Ц — циркумполярные и почти циркумполярные виды; Цо — циркумполярные океанические виды, отсутствующие в континентальных районах Арктики, но распространенные в более южных районах соответствующих секторов; ЕАЗ — евразиатские; ЕАЗзам — евразиатско-за-

ТАБЛИЦА 1

Шкала активности сосудистых растений (по: Юрцев, 1968)

Численность видов	Виды											
	эвритопные		гемиэвритопные		гемистенотопные		стенотопные			
							обычных экотопов		редких экотопов	
	повсеместные	спорадические	повсеместные	спорадические	повсеместные	спорадические	постоянные	спорадические	постоянные	спорадические
Массовые	Va	Vб	IVa	IVб	IIIa	IIa	IIIб	IIб	IIв	Ia
Малочисленные	IVв	IVг	IIIв	IIIг	IIIд	IIг	IIIe	Iб	Iв	Iг
Одиночные	IIIж	IIд	IIe	Iд	IIж	Ie	IIз	Iж	Iз	Iи

падноамериканские; вамЕАЗ — восточноамериканско-евразиатские; зЕАЗ — западноевразиатские; С — сибирские (условное название североазиатских видов); еС — восточноевропейско-сибирские; Сзам — сибирско-западноамериканские; Сам — сибирско-американские; еСзам — восточноевропейско-сибирско-западноамериканские; еСам — восточноевропейско-сибирско-американские; Е — преимущественно европейские; Ес — сибирско-европейские виды, доходящие до Западного Таймыра; вамЕс — восточноамериканско-европейско-сибирские (амфиатлантические) виды. Арктическая фракция: а — арктические (включая и метаарктические), аа — арктоальпийские виды. Гипоарктическая фракция: га — гипоарктические, гаа — гипоарктоальпийские (включая и гипоарктомонтанные) виды. Бореальная фракция: б — бореальные, аб — арктобореальные виды.

Названия растений даны по сводке «Арктическая флора СССР» (1960—1987) с дополнениями (Черепанов, 1981).

Equisetum arvense L. subsp. *boreale* (Bong.) Tolm. Ц/га. Песчаные вершины и склоны, песчаные раздувы. Стенотоп., спорадич., массов.: IIб.

Huperzia arctica (Tolm.) Sipl. Ц/га. Торфянистые осоково-моховые тундры по окраинам озерных депрессий. Стенотоп., редк., одиноч.: Iж.

Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult. Ц/аа. Найден в ивково-лисохвостно-лишайниковой тундре на южном склоне к ручью. Стенотоп., редк., малочисл.: Iж.

H. pauciflora R. Br. еСзам/а. Почти повсеместно — болота, заболоченные тундры на плоских водоразделах, склоны увалов и их шлейфы, речные террасы, западины среди песчаных раздувов, приморские лайды. Гемиэвритоп., постоян., массов.: IVa.

Alopecurus alpinus Sm. Ц/а. Песчаные и суглинистые вершины увалов, их склоны и шлейфы, речные террасы. Гемистенотоп., постоян., массов.: IIIa.

Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb. Ц/аа. Почти повсеместно (кроме днищ оврагов и приморских лайд). Гемиэвритоп., постоян., малочисл.: IIIв.

Calamagrostis deschampsioides Trin. Ц/а. Сырые приморские луга — лайды. Стенотоп., спорадич., малочисл.: IIв.

C. holmii Lange. еСзам/а. Песчаные и суглинистые склоны увалов, их шлейфы, торфяные бугры, озерные депрессии, речные террасы. Гемиэвритоп., спорадич., малочисл. до массов.: IIIг.

Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev. Сам/а. Песчаные раздувы, песчаные береговые склоны. Стенотоп., редк., малочисл.: Iб.

D. glauca C. Hartm. Ц/а. Эродированные склоны, речные террасы. Гемистенотоп., спорадич., малочисл.: IIг.

D. obensis Roshev. ЕАЗ/га. Речные террасы. Стенотоп., редк., малочисл.: Iб.

Poa alpigena (Blytt) Lindm. subsp. *alpigena.* Ц/гаа. Вершины, склоны и шлейфы увалов, речные террасы. Гемистенотоп., постоян., малочисл.: IIIд.

P. alpigena subsp. *colpodea* Jurtz. et Petrovsky. Ц/а. Песчаные вершины, склоны, дюны, речные террасы. Гемистенотоп., постоян., массов.: IIIа.

P. arctica R. Br. Ц/аа. Западины на увалах, шлейфы склонов, редко в озерных депрессиях. Гемистенотоп., постоян., малочисл.: IIIд.

Dupontia fisheri R. Br. Ц/а. Наиболее активный вид злаков, встречается почти повсеместно — на вершинах, склонах и шлейфах увалов, на песчаных склонах речных долин и речных террасах, в озерных депрессиях, на приморских лайдах и дюнах. Гемиэвритоп., постоян., массов.: IVа.

D. psilosantha Rupr. Ц/а. Речные террасы, приморские лайды. Стенотоп., постоян., массов.: IIIб.

Arctophila fulva (Trin.) Anderss. Ц/га. Днища оврагов, речные террасы, озерные депрессии. Гемистенотоп., постоян., массов.: IIIа.

Phippsia algida (Soland.) R. Br. Ц/а. Днища оврагов, речные террасы, приморские лайды. Гемистенотоп., постоян., массов.: IIIа.

P. concinna (Th. Fries) Lindeb. ЕАЗ/а. Днища оврагов, речные террасы. Стенотоп., спорадич., малочисл.: Iб.

Puccinellia phryganodes (Trin.) Scribn. et Merr. ЕАЗ/а. Приморские лайды. Стенотоп., постоян., массов.: IIв.

Festuca brachyphylla Schult. et Schult. fil. Ц/аа. Вершины увалов, береговых склонов. Стенотоп., постоян., малочисл.: IIIе.

F. rubra L. subsp. *arctica* (Hack.) Govor. Ц/аа. Вершины береговых склонов, речные террасы, дюны. Гемистенотоп., постоян., массов.: IIIб.

Eriophorum medium Anderss. Ц/га. Озерные депрессии, днища лощин. Стенотоп., постоян., малочисл.: IIIе.

E. polystachion L. Ц/аб. Вершины, склоны и шлейфы увалов, речные террасы, озерные депрессии, днища лощин. Гемиэвритоп., постоян., массов.: IVа.

E. russeolum Fries. Ц/га. Озерные депрессии, речные террасы, днища лощин. Стенотоп., постоян., массов.: IIIб.

E. scheuchzeri Hoppe. Ц/аа. Пятна голого грунта на суглинистых увалах, речные террасы, отмели, днища оврагов. Гемистенотоп., постоян., малочисл.: IIIд.

Carex arctisibirica (Jurtz.) Czerep. ЕАЗ/га. Вершины и склоны увалов, речные террасы. Гемистенотоп., постоян., малочисл.: IIIд.

C. concolor R. Br. Ц/а. Вершины, склоны и шлейфы увалов, речные террасы, днища оврагов, озерные депрессии, приморские лайды, дюны. Гемиэвритоп., постоян., массов.: IVа.

C. concolor var. *minuscula* Kuvajev (*C. concolor* × *C. subspathacea*). С/а. Речные террасы. Стенотоп., спорадич., массов.: Iа.

C. glareosa Wahlenb. Ц/а. Приморские лайды. Стенотоп., редк., малочисл.: Iв.

C. lachenalii Schkuhr. (*C. tripartita* auct. non All.). Ц/аа. Днища оврагов, подножия склонов. Стенотоп., спорадич., одиноч.: Iж.

C. subspathacea Wormsk. ex Hornem. Ц/а. Приморские лайды. Стенотоп., постоян., массов.: IIв.

C. ursina Dew. Ц/а. Приморские лайды. Стенотоп., постоян., малочисл.: Iв.

Juncus biglumis L. Ц/аа. Вершины и склоны увалов, их шлейфы, речные террасы, днища оврагов, обдуваемые бровки коренных берегов, песчаные раздувы, приморские лайды. Гемиэвритоп., спорадич, малочисл.: IIIв.

Luzula confusa Lindb. Ц/аа. Вершины и склоны увалов, плоские обдуваемые краевые участки морской террасы, речные террасы, окраины озерных депрессий, склоны и днища оврагов, песчаные раздувы, дюны. Гемиэвритоп., постоян., массов.: IVa.

L. nivalis Laest. Ц/а. Вершины и склоны увалов, плоские краевые участки морской террасы, речные террасы, днища оврагов, торфяные бугры в озерных депрессиях. Гемиэвритоп., постоян., малочисл.: IIIв.

Lloydia serotina (L.) Reichenb. еСзам/аа. Вершины увалов и плоские краевые участки морской террасы. Гемистенотоп., постоян., малочисл.: IIIд.

Salix nummularia Anderss. ЕАЗ/аа. Один из самых массовых видов. Встречается всюду, кроме озерных депрессий. Гемиэвритоп., постоян., массов.: IVa.

S. polaris Wahlenb. ЕАЗ/аа. Вершины увалов, их склоны и шлейфы, плоские участки морской террасы и ее склоны, речные террасы, днища оврагов. Гемиэвритоп., постоян., массов.: IVa.

S. reptans Rupr. ЕАЗ/а. Речные террасы. Стенотоп., редк., одиноч.: Iж.

Oxyria digyna (L.) Hill. Ц/аа. Вершины и склоны увалов, склоны и днища оврагов, плоские краевые участки морской террасы, речные террасы, песчаные раздувы, окраины приморских лайд. Гемиэвритоп., постоян., массов.: IVa.

Polygonum viviparum L. Ц/гаа. Вершины увалов, их склоны и шлейфы, плоские краевые участки и склоны морской террасы, речные долины, песчаные раздувы. Гемистенотоп., постоян., малочисл.: IIIд.

Stellaria crassifolia Ehrh. Ц/аб. Озерные депрессии. Стенотоп., спорадич., малочисл.: Iб.

S. edwardsii R. Br. Сам/а. Склоны морской террасы, песчаные раздувы. Стенотоп., спорадич., малочисл.: Iб.

S. humifusa Rottb. Ц/а. Приморские лайды. Стенотоп., постоян., массов.: IIв.

Cerastium arvense L. Ц/аб. Песчаные раздувы. Стенотоп., спорадич., малочисл.: Iб.

C. jenisejense Hult. ЕАЗ/га. Песчаные раздувы. Стенотоп., спорадич., малочисл.: Iб.

C. regelii Ostenf. Сзам/а. Речные террасы, днища оврагов, приморские лайды. Гемистенотоп., спорадич., малочисл.: IIг.

Sagina intermedia Fenzl. Ц/а. На пятнах голого грунта в бугорковых тундрах на вершинах увалов и шлейфах склонов, на речных террасах и песчаных раздувах. Гемистенотоп., спорадич., одиноч.: Iе.

Ranunculus hyperboreus Rottb. Ц/а. Речные отмели, днища оврагов. Стенотоп., спорадич., малочисл.: Iб.

R. lapponicus L. Ц/гаа. Найден на торфянистой подушке около небольшого озерка в широкой лощине. Стенотоп., редк., одиноч.: Iж.

R. nivalis L. Ц/а. Сырые шлейфы склонов. Стенотоп., постоян., малочисл.: IIIе.

R. pallasii Schlecht. Ц/а. Окраины озерков, мочажины болот, лужицы на приморской лайде. Стенотоп., постоян., массов.: IIIб.

R. pygmaeus Wahlenb. Ц/а. Вершины увалов, их склоны и шлейфы, речные террасы, днища оврагов, вершины, склоны и подножия морской террасы. Гемиэвритоп., постоян., малочисл.: IIIв.

R. spitzbergensis Hadač. ЕАЗ/а. Найден в осоково-моховой тундре на дне лощины. Стенотоп., редк., одиноч.: Iж.

R. sulphureus C. J. Phipps. Ц/аа. Наиболее широко распространенный вид лютика. Встречается всюду, кроме болот: на вершинах и склонах увалов, речных террасах и днищах оврагов, на плоских краевых участках и склонах морской террасы. Гемиэвритоп., постоян., массов.: IVa—IIIa.

Cardamine bellidifolia L. Ц/аа. Вершины увалов, их склоны и шлейфы, склоны лощин, речные террасы, плоские краевые участки и склоны морской террасы. Гемиэвритоп., постоян., массов.: IVa.

C. pratensis L. subsp. *angustifolia* (Hook.) O. E. Schulz. Ц/аб. Найден на речной террасе в нивальной осоково-моховой тундре. Стенотоп., редк., одиноч.: Iж.

Draba glacialis Adams. еС/а. Вершины суглинистых увалов. Стенотоп., постоян., малочисл.: Iв.

D. oblongata R. Br. Сам/а. Вершины суглинистых увалов. Стенотоп., спорадич., малочисл.: Iг.

D. pauciflora R. Br. Ц/а. Вершины суглинистых увалов. Стенотоп., спорадич., малочисл.: Iг.

Cochlearia arctica Schlecht. ex DC. Ц/а. Приморские лайды. Стенотоп., спорадич., малочисл.: Iб.

C. groenlandica L. Ц/а. Склоны и днища оврагов, песчаные раздувы, приморские лайды. Гемистенотоп., постоян., массов.: IIIа.

Saxifraga cernua L. Ц/аа. Практически повсеместно. Эвритоп., постоян., массов.: Vа.

S. foliolosa R. Br. Ц/аа. Всюду, кроме песчаных раздувов и сухих склонов морской террасы. Гемиэвритоп., постоян., массов.: IVа.

S. hieracifolia Waldst. et Kit. Ц/аа. Сырые шлейфы склонов. Стенотоп., редк., одиноч.: Iж.

S. hyperborea R. Br. Ц/а. Днища оврагов, речные террасы, приморские лайды. Гемистенотоп., постоян., малочисл.: IIIд.

S. nivalis L. Ц/аа. Суглинистые вершины водораздельных увалов, шлейфы склонов. Гемистенотоп., спорадич., одиноч.: Iе.

S. tenuis (Wahlenb.) H. Smith ex Lindm. Ц/а. Пятнистая ивково-ракомитриевая тундра на плоских краевых участках морской террасы. Стенотоп., редк., одиноч.: Iж.

Potentilla hyparctica Malte. Ц/а. Плоские краевые участки и склоны морской террасы. Стенотоп., спорадич., массов.: IIб.

Dryas punctata Juz. ЕАЗ/аа. Суглинистые увалы. Стенотоп., спорадич., массов.: IIб.

D. vagans Juz. С/а. Суглинистые увалы. Стенотоп., редк., малочисл.: Iб.

Vaccinium vitis-idaea L. subsp. *minus* (Lodd) Hult. Ц/гаа. Торфянистые бугры в озерной депрессии, плоские краевые участки морской террасы. Гемистенотоп., спорадич., малочисл.: IIг.

Pedicularis hirsuta L. ЕАЗ/а. Вершины увалов, плоские участки и склоны морской террасы, речные террасы, песчаные раздувы. Гемиэвритоп., постоян., малочисл.: IIIв.

Nardosmia frigida (L.) Hook. ЕАЗзам/аб. Найден на шлейфе склона в пятнисто-бугорковой разнотравно-моховой тундре. Стенотоп., редк., малочисл.: Iб.

Во флоре о-ва Белого насчитывается 75 видов сосудистых растений, относящихся к 34 родам и 16 семействам. Это очень низкий показатель видового разнообразия для подзоны арктических тундр. Нами было проведено сравнение 3 флор — «О-в Белый», «О-в Сибирякова» — острова, расположенного у входа в Енисейский залив (Матвеева, Заноха, 1985; Куваев и др., 1991),[2] и флоры «Харасавэй» (северо-западное побережье п-ова Ямал). Все эти пункты находятся в относительной близости друг от друга в подзоне арктических тундр Западносибирского сектора Арктики и рассматриваются нами как локальные флоры (ЛФ) (рис. 1).

Коэффициенты сходства (по Съеренсену—Чекановскому) ЛФ «О-в Белый» очень низки из-за различия богатства флор (табл. 2). Из меры сходства следует, что ЛФ «О-в Белый» более чем на 90 % входит в состав ЛФ «О-в Сибирякова» и чуть менее 90 % — в состав ЛФ «Харасавэй». Практически ЛФ «О-в Белый»

---

[2] После сдачи статьи в печать вышла книга В. Б. Куваева с соавт. (1994) «Растительный покров острова Сибирякова», материалы которой частично использованы при сравнении ЛФ.

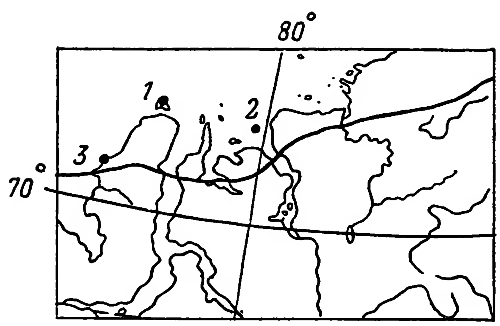


Рис. 1. Географическое положение сравниваемых флор.

1 — о-в Белый; *2* — о-в Сибирякова; *3* — Харасавэй. Показана граница подзоны арктических тундр.

является обедненным вариантом арктических флор Западносибирского сектора, она почти вдвое беднее ЛФ «О-в Сибирякова» и «Харасавэй», причем обеднена как по видовому составу, так и по составу родов и семейств (табл. 3).

На о-в Белый не проникли представители 14 семейств, встречающихся в ЛФ «Харасавэй» и «О-в Сибирякова» (табл. 4).

В представленных в ЛФ «О-в Белый» семействах отсутствуют представители многих родов, отмеченных в ЛФ «Харасавэй» и «О-в Сибирякова»: *Trisetum, Koeleria, Koenigia, Minuartia, Gastrolychnis, Honkenya, Caltha, Batrachium, Parrya, Chrysosplenium, Rubus, Comarum, Lagotis, Antennaria, Tanacetum, Tripleurospermum, Artemisia, Senecio, Taraxacum.*

Позитивную специфику ЛФ «О-в Белый» по отношению к ЛФ «Харасавэй» составляют 7 видов: *Eriophorum medium, Stellaria edwardsii, Sagina intermedia, Ranunculus spitzbergensis, Draba glacialis, D. pauciflora, Saxifraga tenuis*; по отношению к ЛФ «О-в Сибирякова» — 4 вида: *Calamagrostis deschampsioides, Ranunculus spitzbergensis, Cerastium jenisejense, Draba glacialis.*

В 10 ведущих семействах ЛФ «О-в Белый» содержится 69 видов (92 %). Доминируют семейства *Poaceae* (20 видов) и *Cyperaceae* (11 видов). Семейства *Caryophyllaceae, Ranunculaceae* и *Brassicaceae* содержат по 7 видов, *Saxifragaceae* — 6, *Juncaceae, Salicaceae* и *Rosaceae* — по 3, *Polygonaceae* — 2, *Equisetaceae, Huperziaceae, Liliaceae, Ericaceae, Scrophulariaceae, Asteraceae* — по 1 виду. Таксономический спектр семейств ЛФ «О-в Белый» не является повторением ни одного из известных спектров арктических флор из-за почти полного отсутствия видов сем. *Asteraceae* (всего 1 вид, в то время как в ЛФ «Харасавэй» и «О-в Сибирякова» — 7 и 9 видов соответственно). В 3 сравниваемых ЛФ 5

ТАБЛИЦА 2

Видовое богатство и меры сходства Съеренсена—Чекановского (справа вверху) и Симпсона (слева внизу) ЛФ «О-в Белый», «Харасавэй» и «О-в Сибирякова»

ЛФ	«О-в Белый»	«Харасавэй»	«О-в Сибирякова»
«О-в Белый»	75	67 %	65 %
«Харасавэй»	89.3 %	125	80 %
«О-в Сибирякова»	94.7 %	78.4 %	157

ТАБЛИЦА 3

Таксономическое разнообразие 3 локальных флор

Таксономические группы	ЛФ		
	«О-в Белый»	«Харасавэй»	«О-в Сибирякова»
Семейства	16	27	28
Роды	34	63	69
Виды	75	125	157
Пропорции флоры	1 : 2.1 : 4.7	1 : 2.3 : 4.6	1 : 2.5 : 5.6

ТАБЛИЦА 4

Семейства, представленные в ЛФ «Харасавэй» и «О-в Сибирякова», отсутствующие в ЛФ «О-в Белый»

Семейства	Виды	«Харасавэй»	«О-в Сибирякова»
Juncaginaceae	*Triglochin maritima*	+	–
Paraveraceae	*Paraver pulvinatum, P. multiflorum*	–	+
Fabaceae	*Astragalus alpinus* subsp. *arcticus, Oxytropis sordida*	+	+
Onagraceae	*Epilobium palustre*	+	+
Hippuridaceae	*Hippuris lanceolata*	+	+
Apiaceae	*Pachypleurum alpinum*	+	+
Pyrolaceae	*Pyrola grandiflora*	+	+
Ericaceae	*Cassiope tetragona*	–	+
Empetraceae	*Empetrum subholarcticum*	–	+
Primulaceae	*Androsace chamaejasme* subsp. *arctisibirica*	–	+
Plumbaginaceae	*Armeria maritima*	+	+
Polemoniaceae	*Polemonium acutiflorum, P. boreale*	+	+
Boraginaceae	*Eritrichium villosum, Myosotis asiatica*	+	+
Valerianaceae	*Valeriana capitata*	+	+
Campanulaceae	*Campanula rotundifolia*	+	–

Примечание. «+» — присутствие, «–» — отсутствие семейства в ЛФ.

ведущих семейств одни и те же, однако их порядок (с учетом роли видов в растительном покрове при равном их количестве) существенно различается (табл. 5). В ЛФ «О-в Белый» максимально представлены виды семейств *Poaceae* и *Cyperaceae*, число видов в остальных семействах здесь вдвое меньше, чем в ЛФ «О-в Сибирякова» и «Харасавэй».

Наиболее богаты видами роды *Carex* и *Ranunculus* — по 7 видов, *Saxifraga* — 6, *Eriophorum* — 4; роды *Salix, Poa, Deschampsia, Draba, Stellaria, Cerastium* содержат по 3 вида. В составе 9 родов насчитывается по 2 вида, в составе 15 — по 1. Роды с 1 или 2 видами составляют 70.6% от общего числа родов, что характерно для арктических флор. Несмотря на общую бедность ЛФ «О-в Белый», число видов, приходящееся на 1 род, в среднем выше, чем в ЛФ «Харасавэй» и «О-в Сибирякова» (2.2, 2.1, 2.0 соответственно), что не находит пока должного объяснения.

Географическая структура ЛФ «О-в Белый» (табл. 6) характерна для высокоширотных флор. Абсолютно преобладает арктическая фракция — 59 видов (78.7 %), из них 39 (52 %) относятся к арктическим видам, 20 (26.7) — к арктоальпийским. Несмотря на абсолютное преобладание арктических видов, к их числу относится небольшое количество доминантов растительного покрова (*Alopecurus alpinus, Dupontia fisheri, Hierochloë pauciflora, Carex concolor*), бóльшую часть арктических видов составляют единичные виды с узким экологическим ареалом (*Salix reptans, Dryas vagans, Phippsia concinna, Carex ursina, C. glareosa, Cochlearia arctica, Draba glacialis, D. oblongata, D. pauciflora*). Арктоальпийские виды, наоборот, являются основными ценозообразователями (*Luzula confusa, Salix nummularia, S. polaris, Festuca rubra* subsp. *arctica*). Гипоарктическая фракция представлена всего 11 видами (14.7 %), 5 из которых — содоминанты в тундровых (*Carex arctisibirica, Poa alpigena*) или болотных (*Eriophorum russeolum, E. medium, Arctophila fulva*) сообществах. В меньшем обилии, но достаточно постоянно встречается *Polygonum viviparum*, реже — *Equisetum arvense* subsp. *boreale* и совсем редко — *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus, Deschampsia obensis, Cerastium jenisejense, Ranunculus lapponicus*. Арктобореаль-

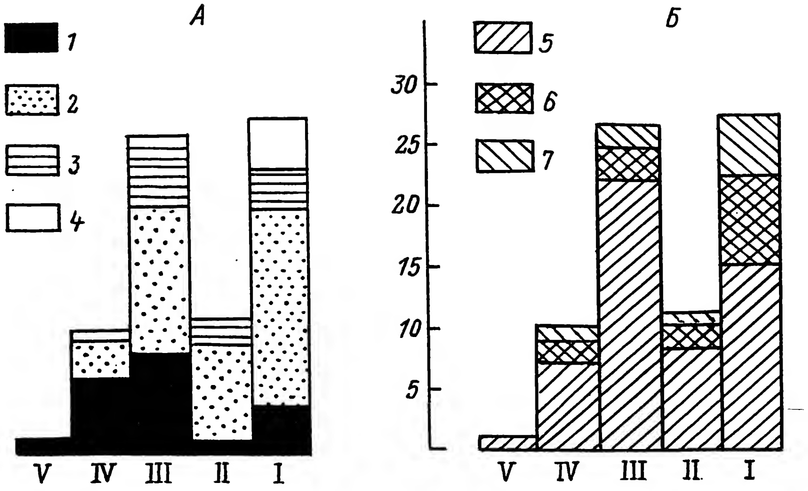


Рис. 2. Распределение широтных (*А*) и долготных (*Б*) географических групп по классам активности.

V—I — классы активности (объяснения в тексте). *1—4* — широтные географические группы (*А*): *1* — арктоальпийская, *2* — арктическая, *3* — гипоарктическая, *4* — арктобореальная; *5—7* — долготные географические группы (*Б*): *5* — циркумполярная, *6* — евразиатская, *7* — сибирская. По оси ординат — число видов.

ные виды составляют всего 6.7 %. Они представлены теми же 5 видами, что и в ЛФ «О-в Сибирякова» и «Харасавэй», найдены в небольшом обилии по 1—2 раза *Cardamine pratensis, Stellaria crassifolia, Cerastium arvense, Nardosmia frigida*, лишь *Eriophorum polystachion* массово растет по всему острову и относится к высокоактивным видам.

Среди долготных географических групп доминируют циркумполярные виды как в целом во флоре (53 вида, 70.7 %), так и в каждой широтной группе. Евразиатские виды составляют 17.3, а сибирские — 12 % от всей флоры. Последние, кроме *Hierochloë pauciflora*, играют подчиненную роль в сложении растительного покрова.

При сравнении географических спектров 3 ЛФ выявлены следующие особенности: при продвижении к северу полностью исчезли амфиатлантические виды, уменьшилось участие сибирских и евразиатских видов, т. е. ЛФ «О-в Белый» представлена активным комплексом арктоальпийских и арктических циркумполярных видов.

Для выявления роли различных географических групп в сложении растительного покрова показателен анализ ландшафтной активности видов (табл. 1;

ТАБЛИЦА 5

Место ведущих семейств в 3 локальных флорах

Семейства	ЛФ					
	«О-в Белый»		«Харасавэй»		«О-в Сибирякова»	
	А	Б	А	Б	А	Б
Poaceae	20	1	26	1	26	1
Cyperaceae	11	2	12	2	13	4
Caryophyllaceae	7	4	12	3	16	3
Ranunculaceae	7	3	9	5	12	5
Brassicaceae	7	5	11	4	19	2

Примечание. А — абсолютное число видов; Б — место, занимаемое семейством по числу видов.

ТАБЛИЦА 6

Географическая структура ЛФ «О-в Белый»

Долготные фракции	Широтные фракции					Всего
	бореальная	гипоарктическая		арктическая		
	географические группы					
	арктобореальная	гипоарктическая	гипоарктоальпийская	арктическая	арктоальпийская	
Циркумполярная	$\frac{4}{5.3}$	$\frac{4}{5.3}$	$\frac{4}{5.3}$	$\frac{25}{33.3}$	$\frac{16}{21.3}$	$\frac{53}{70.7}$
Евразиатская	$\frac{1}{1.3}$	$\frac{2}{2.7}$	$\frac{1}{1.3}$	$\frac{6}{8}$	$\frac{3}{4}$	$\frac{13}{17.3}$
Сибирская	—	—	—	$\frac{8}{10.7}$	$\frac{1}{1.3}$	$\frac{9}{12}$
Всего:						
по группам	$\frac{5}{6.7}$	$\frac{6}{8}$	$\frac{5}{6.7}$	$\frac{39}{52}$	$\frac{20}{26.7}$	
по фракциям	$\frac{5}{6.7}$	$\frac{11}{14.7}$		$\frac{59}{78.7}$		$\frac{75}{100}$

Примечание. В числителе — абсолютное число видов, в знаменателе — % от общего числа видов во флоре.

рис. 2). В ЛФ «О-в Белый» представлены все 5 классов активности, причем активные виды (V, IV, III классы) составляют половину флоры. К особоактивным мы отнесли лишь 1 вид — *Saxifraga cernua.* Группа высокоактивных видов представлена 10 видами, из которых 6 арктоальпийских, 3 арктических и 1 арктобореальный, а по долготной принадлежности — 7 циркумполярных видов, 2 евразиатских и 1 сибирский. Среднеактивных видов 26, 11 малоактивных и 27 неактивных видов. Во всех классах активности устойчиво преобладают циркумполярные виды, в минимуме — евразиатские (по 2 вида) и сибирские (по 1). Лишь в I классе (неактивные виды) евразиатские и сибирские виды «догоняют» циркумполярные (44 против 56 %).

Оценивая роль широтных географических групп, следует подчеркнуть доминирование арктоальпийских среди особоактивных видов, что, по-видимому, связано с их бо́льшими адаптационными возможностями.[3] Среди среднеактивных они составляют 31 против 46 % арктических. В классах малоактивных и неактивных видов арктоальпийские виды по числу значительно уступают арктическим (9 и 15 % против 73 и 59 % от общего числа видов в классе). Гипоарктические виды максимально представлены в III классе среднеактивных видов, а арктобореальные — в I классе неактивных.

Таким образом, половину флоры составляют неактивные и малоактивные виды. Судя по материалам Н. В. Матвеевой и Л. Л. Заноха (1985), многие из этих видов имеют на о-ве Сибирякова более высокую активность. Отсутствие в ЛФ «О-в Белый» многих видов, найденных на о-ве Сибирякова, трудно объяснить однообразием ландшафта: на о-ве Сибирякова условия существования и преобладающие экотопы сходны с таковыми на о-ве Белом.

---

[3] Такие же особенности отмечены Н. В. Матвеевой (1995) для арктических тундр п-ова Таймыр.

Флора о-ва Белого — одна из самых бедных флор подзоны арктических тундр, что может быть только отчасти объяснено фациальной неполночленностью ландшафта. Бедность сосудистыми растениями может быть связана с малым сроком заселения острова. В настоящее время продолжается расселение видов по территории, заполнение экологических ниш. Согласно нашим наблюдениям, продолжается формирование флоры, на это косвенно указывает и большое число неактивных и малоактивных видов: в сформированных флорах неактивные и малоактивные виды представлены в минимуме (Матвеева, 1995). Флора о-ва Белого представляет интерес как образец молодой арктической флоры, находящейся в стадии становления. Отсутствие антропогенного воздействия позволяет вести наблюдения за ходом естественных процессов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев М. П., Добрыш А. А., Ребристая О. В. Лишайники островов Белого и Шокальского (Карское море) // Нов. сист. низш. раст. 1987. Т. 24. С. 126—131.

Арктическая флора СССР. Т. I—X. Л., 1960—1987.

Волкова Л. А., Ребристая О. В. Дополнения к бриофлоре Ямала (о-в Белый, Карское море) // Нов. сист. низш. раст. 1987. Т. 24. С. 199—203.

Жукова А. Л., Ребристая О. В. К флоре печеночных мхов острова Белый (Карское море) // Там же. С. 208—213.

Иванов В. В., Макеев В. М. Роль долгопериодных колебаний уровня океана и вертикальных движений земной коры в развитии устьевых областей рек Арктической зоны // Водные ресурсы. 1987. № 4. С. 123—128.

Куваев В. Б., Кожевникова А. Д., Бучацкая Т. А. Дополнение к флоре сосудистых растений острова Сибирякова // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 8. С. 1167—1173.

Куваев В. Б., Кожевникова А. Д., Гудошников С. В., Журбенко М. П., Нездомийного Э. Л. Растительный покров острова Сибирякова. М., 1994. 138 с.

Матвеева Н. В. Зональные факторы среды и структура растительного покрова тундровой зоны (на примере Таймыра): Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. СПб, 1995. 48 с.

Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. О флоре и растительности острова Сибирякова // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 5. С. 616—624.

Ребристая О. В., Творогов В. А., Хитун О. В. Флора Тазовского полуострова (север Западной Сибири) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 22—35.

Справочник по климату СССР. Л., 1965. Вып. 17.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л., 1968. 235 с.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.

Kjellman F. R. Die Phanerogamenflora der sibirischen Nordküste // Nordenskiöld A. E. F. Die wissentschaftlichen Ergebnisse der Vega-Expedition. Leipzig, 1883. Bd 1. S. 96—139.

Trautvetter E. Rossiae arcticae plantas quasdam a peregrinatoribus variis locis lectas // Acta Hor. Petropol. 1880. T. 6. Fasc. 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 22 II 1995

SUMMARY

The vascular flora of the Bely (White) Island (the Kara Sea of the Arctic Ocean) comprises 75 species of 34 genera of 16 families. It represents the impoverished variant of the arctic floras of the West-Siberian area. The structure of geographical elements of the Bely Island vascular flora is typical of the High Arctic. The arctic latitudinal group of species prevails absolutely (78.7 %) in the flora. As for the longitudinal groups, the circumpolar species dominate in each of the latitudinal group and in the whole flora as well (70.7 %). The flora of Bely Island is an interesting example of the young arctic flora, and the absence of anthropogenic impacts allows to observe the development of natural processes.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.4 : 582.26
© 1995

Т. Ф. Козыренко, И. В. Макарова

НОВЫЕ ДАННЫЕ О МОРФОЛОГИИ СОВРЕМЕННЫХ ВИДОВ РОДА *HYALODISCUS* (*BACILLARIOPHYTA*)

T. F. KOZYRENKO, I. V. MAKAROVA. NEW DATA ON THE MORPHOLOGY OF THE SPECIES OF THE GENUS *HYALODISCUS* (*BACILLARIOPHYTA*)

При помощи сканирующего электронного микроскопа изучены 4 ныне живущих вида рода *Hyalodiscus*. Полученные данные о морфологии створок существенно дополняют диагнозы этих видов.

В сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) изучена морфология створок 4 ныне живущих видов рода *Hyalodiscus* Ehr. из морских местообитаний и осадочных пород различных регионов России и ближнего зарубежья: *H. ambiguus* Grun. (Черное море, коллекция кафедры ботаники Санкт-Петербургского государственного университета — СПбГУ; миоценовые отложения Таманского п-ова, коллекция Т. Ф. Козыренко); *H. radiatus* (O. Meara) Grun. (Западная Сибирь, палеогеновые отложения, коллекции З. И. Глезер и Н. И. Стрельниковой); *H. scoticus* (Kütz.) Grun. (Черное море, коллекции кафедры ботаники СПбГУ); *H. subtilis* Bail. (Курильские о-ва, коллекции А. М. Кудрявцевой и Т. В. Ластивки). Выражаем свою искреннюю признательность лицам, предоставившим в наше распоряжение свои коллекционные материалы, и инженерам Л. А. Карцевой и Н. В. Ченцовой, при непосредственном участии которых было проведено микрофотографирование на СЭМ японской фирмы «JEOl» JSM-35C.

Далее приведены расширенные диагнозы изученных видов по данным световой и электронной микроскопии с использованием современной терминологии (Предложения..., 1977; Ross et al., 1979).

1. *Hyalodiscus ambiguus* Grun. (Grunow in: Tempere et Peragallo, 1907—1915, Coll. Diat. 2 ed, N 432. Peragallo H. et M., 1897—1908, tab. 119, 19). — *Podosira ambigua* Grun. (Grunow, 1879 : 689, tab. 21, fig. 4).

Панцирь плоско-линзовидный, буровато-палевый. Створки слабовыпуклые, 60—142 мкм в диам. Пупок очень маленький, менее 1/3 лицевой поверхности створки, 15—20 мкм в диам., с неровным краем (табл. I, *1*, *2*). Ареолы локулярные, цилиндрические, с внутренним велумом типа роты (табл. I, *3*, *4*), в радиальных и вторичных косо пересекающихся рядах, 16—18 (у наружного края до 20) рядов в 10 мкм, в радиальном ряду 18—22 ареолы в 10 мкм. Двугубые выросты небольшие, многочисленные, находятся в радиальных рядах ареол (табл. I, *4*—*7*); они рассеяны по всей периферической зоне и образуют одно неравномерное кольцо по краю загиба створки, располагаясь в кольце через 5—8 рядов ареол; 2—3 двугубых выроста в 10 мкм (табл. I, *8*). На наружной поверхности створки отверстия двугубых выростов ясно не выражены (табл. I, *9*).

Морской эвригалинный вид.

2. *H. radiatus* (O. Meara) Grun. (Grunow in: Cleve et Grunow, 1880 : 117).

Панцирь линзовидный. Створки сильновыпуклые, 53.2—72.4 мкм в диам.

(табл. II, *1, 2*). Пупок крупный, не менее 1/2 лицевой поверхности створки, 30.5—36.6 мкм в диам., с неровным краем и редкими некрупными рассеянными лакунами (табл. II, *3—5*). Ареолы локулярные, узкоцилиндрические (табл. II, *6, 7*), в радиальных и вторичных косо пересекающихся рядах, 15—19 рядов (у наружного края до 22) в 10 мкм, в радиальном ряду 18—22 ареолы в 10 мкм. Двугубые выросты мелкие, немногочисленные, находятся в радиальных рядах ареол. Они редко рассеяны по всей периферической зоне и образуют одно неравномерное кольцо близ края загиба створки (на расстоянии 3—4 ареол от края), располагаясь через 14—20 рядов ареол (табл. II, *8—10*); 2 двугубых выроста в 10 мкм. Наружные отверстия двугубых выростов отчетливо не выражены.

Морской вид.

3. *H. scoticus* (Kütz.) Grun. (Grunow, 1879 : 650, tab. 21, fig. 5. Grunow in: Cleve et Grunow, 1880 : 118).

Панцирь линзовидный, выпуклый. Створки равномерно выпуклые, с плоским пупком, 17—36.6 мкм в диам. (табл. III, *1*). Пупок около 1/2 лицевой поверхности створки, 13.3—20 мкм в диам., с неровным краем, без видимой структуры. На границе пупка и периферической зоны имеются мелкие, неравномерно рассеянные перфорации; возможно, это слизевые поры (Bérard-Therriault et al., 1987). Ареолы локулярные, в радиальных и косо пересекающихся рядах, 28—32 ряда ареол в 10 мкм; столько же ареол в ряду в 10 мкм (табл. III, *2*). Двугубые выросты располагаются в конце радиального ряда ареол, замещая одну из ареол, и образуют одно кольцо близ края загиба створки (на расстоянии 2(3?) ареол от края загиба) (табл. III, *3—5*). Они размещаются в кольце неравномерно, через 8—12, реже 5—15 рядов ареол; 3 двугубых выроста в 10 мкм. На наружной поверхности створки отверстия двугубых выростов неотчетливые.

Морской вид.

4. *H. subtilis* Bail. (Bailey, 1854 : 10, 1, 2).

Панцирь плоско-линзовидный. Створки слабовыпуклые, 114—180 мкм в диам. Пупок маленький, около 1/3 лицевой поверхности створки, 45—66 мкм в диам., с неровным волнистым краем (табл. IV, *2*). Ареолы локулярные, цилиндрические (табл. IV, *7, 8*), в косо пересекающихся и радиальных рядах, 25—28 рядов (у наружного края 30—36) в 10 мкм, в радиальном ряду 24—28 ареол в 10 мкм (табл. IV, *1*). Двугубые выросты мелкие, многочисленные, рассеяны по всей периферической зоне (табл. IV, *2—5*) и образуют одно неравномерное кольцо по краю загиба створки, располагаясь через 8—11 рядов ареол; 1—3 двугубых выроста в 10 мкм (табл. IV, *6*). Наружные отверстия двугубых выростов неотчетливые.

Морской вид.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Предложения для стандартизации терминологии и диагнозов по диатомовым водорослям // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 2. С. 192—213.

Bailey J. W. Notes on new species and localities of microscopical organisms // Smiths. Contr. Knowledge. 1854. Vol. 7. P. 3—16.

Bérard-Therriault L., Cardinale A., Poulin M. Les diatomées (*Bacillariophyceae*) benthiques de substrats durs des eaux marines et saumâtres du Quebec. 8. *Centrales* // Natural. can. (Rev. Écol. Syst.). 1987. N 114. P. 81—103.

Cleve P. T., Grunow A. Beiträge zur Kenntniss der arctischen Diatomeen // Bih. Kgl. Sven. Vet.-Akad. handl. 1880. Bd 17. S. 1—121.

Grunow A. New species and varietes of *Diatomaceae* from the Caspian Sea. Translated with additional by F. Kitton // J. Roy. Microsc. Soc. 1879. Vol. 2. P. 677—691.

Peragallo H., Peragallo M. Diatomées marines de Françe et des districts maritimes voisins. Grez-sur-Loing, 1897—1908. 491 p.

Ross R., Cox E. I., Karajeva N. I. et al. An amended terminology for the siliceous components of the diatom cell // Beih. Nova Hedw. 1979. H. 64. P. 511—533.

Tempere J., Peragallo H. Diatomées du Monde Entier. Collection. 2 ed. Grez-sur-Loing, 1907—1915. 480 p.

Биологический научно-исследовательский
институт СПбГУ
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 8 XI 1994

SUMMARY

Four species of the genus *Hyalodiscus* were studied using scanning electron microscope. New data on the valve morphology supplement the diagnoses of these species.

УДК 581.924 : 582.632

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 7

Л. И. Лотова, А. К. Тимонин

О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ ЗНАЧЕНИИ АНАТОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ КОРЫ В СЕМЕЙСТВЕ *BETULACEAE* S. L.

L. I. LOTOVA, A. K. TIMONIN. ON TAXONOMIC SIGNIFICANCE OF THE BARK ANATOMY IN THE FAMILY *BETULACEAE* S. L.

Исследовано строение коры у 13 видов из всех родов березовых, кроме *Ostryopsis*. Показано, что таксономическое значение имеет архитектоника непроводящей зоны флоэмы, обусловленная особенностями стереома. В сем. *Betulaceae* выделены три варианта строения стереома: стереом, состоящий только из склереид, собранных в группы; стереом, состоящий из групп склереид и флоэмных волокон в радиальных рядах; стереом, состоящий из групп склереид и волокон в тангенциальных рядах. Первый вариант свойствен видам *Alnus* и *Betula*, второй и третий встречаются у видов остальных исследованных родов. Это согласуется с разделением березовых на 2 традиционных подсемейства — *Betuloideae* (*Betula, Alnus*) и *Coryloideae* (*Corylus, Carpinus, Ostrya, ?Ostryopsis*).

Из признаков флоэмы только особенности пластидного аппарата ситовидных трубок получили достаточно широкое признание в систематике покрытосеменных растений (Behnke, 1972; Behnke, Dahlgren, 1976; Cronquist, 1981, и др.). Анатомические признаки коры, в том числе вторичного луба, составляющего бóльшую ее часть, в систематике растений используются мало. Вторичная флоэма достаточно богата признаками как в проводящей зоне, осуществляющей транспорт ассимилятов, так и в зоне непроводящей, в которой с возрастом происходят значительные и разнообразные изменения, имеющие таксономическую специфичность. Поэтому в ряде случаев они могут быть полезными для решения некоторых вопросов таксономии древесных растений (Roth, 1969a,b). В этом отношении заслуживает внимания сем. *Betulaceae* s. l., система которого нуждается в уточнении.

Сем. *Betulaceae* s. l. представляет собой естественную группу, состоящую из

6 родов, различающихся по многим деталям строения соцветий, цветкам, семяпочкам, древесине и др. Это неоднократно побуждало систематиков группировать их в более мелкие таксоны и придавать им разные ранги. Обычно комплекс родов *Betula* и *Alnus* противопоставляют комплексу из остальных 4 родов — *Corylus, Carpinus, Ostrya, Ostryopsis* (Baillon, 1877; Prantl, 1894; Веттштейн, 1912; Takhtajan, 1980, и др.), порой возводя оба комплекса в ранг самостоятельных семейств *Betulaceae* s. str. и *Corylaceae* (De Candolle, 1868; Regel, 1868; Hutchinson, 1926; Кузнецов, 1936; Буш, 1959, и др.). Реже 6 родов *Betulaceae* s. l. группируют в 3 таксона равных рангов. Так, E. Abbé (1974) распределял роды по 3 трибам — *Betuleae* (*Alnus* и *Betula*), *Carpineae* (*Carpinus* и *Ostrya*), *Coryleae* (*Corylus* и *Ostryopsis*). Л. А. Куприянова (1962; Kuprianova, 1963) сближала род *Ostryopsis* с родами *Carpinus*, *Ostrya* и считала отличия этих 3 родов от *Corylus* достаточными для выделения их в самостоятельное сем. *Carpiniaceae* наряду с семействами *Betulaceae* s. str. и *Corylaceae* s. str. А. Л. Тахтаджян (1987) признал все 3 таксона в тех же составах, но понизил их ранг до подсемейства в составе единого сем. *Betulaceae.*

Материал и методика

Исследована кора закончивших сезонное развитие одно- и многолетних ветвей и стволов у 13 видов, собранных в природе и в ботанических садах и парках бывшего СССР (см. таблицу). Представлены все роды *Betulaceae* s. l., кроме *Ostryopsis*. У *Ostrya virginica* Willd. удалось исследовать кору только одно- и многолетних ветвей.

Материал фиксировали 70%-м спиртом и хранили в смеси спирта и глицерина. Исследование проводили на поперечных, продольных тангенциальных и радиальных срезах по обычной анатомической методике.

Результаты исследования

Кора однолетних стеблей.

Кора однолетних стеблей у всех исследованных видов имеет одинаковый план строения. Стебли голые или с простыми одноклеточными шиловидными волосками (рис. 1, *А*). У *Corylus* встречаются также железистые волоски. Под эпидермой расположена перидерма, формируемая закладывающимся в субэпидермальном слое феллогеном. Феллодерма чаще всего 1-слойная, феллема состоит из нескольких слоев клеток. Ее клетки либо уплощенные, слегка вытянутые в тангенциальном направлении, либо в поперечном сечении более или менее квадратные, как у видов *Corylus* (рис. 1, *А*). Нередко они заполнены бурым содержимым.

Наружная часть первичной коры, расположенная под перидермой, состоит из 3—6-слойной колленхимы, клетки которой сначала имеют уголковые утолщения стенок. Позднее утолщаются тангенциальные стенки и колленхима становится пластинчатой. Паренхима первичной коры состоит из клеток с утолщенными оболочками, некоторые клетки содержат друзы оксалата кальция.

На поперечных срезах стеблей под кóровой паренхимой кольцом располагаются группы волокон первичной флоэмы, армирующие проводящие пучки. Они имеют толстые обычно слабо одревесневшие оболочки с немногочисленными узкими порами. В закончивших сезонное развитие стеблях паренхимные клетки, расположенные между группами волокон, склерифицируются. С внутренней стороны к волокнам примыкают тонкостенные элементы первичной флоэмы — ситовидные трубки и клетки флоэмной паренхимы. Вторичная флоэма тонкая, лучи 1-рядные, чаще всего строго радиальные.

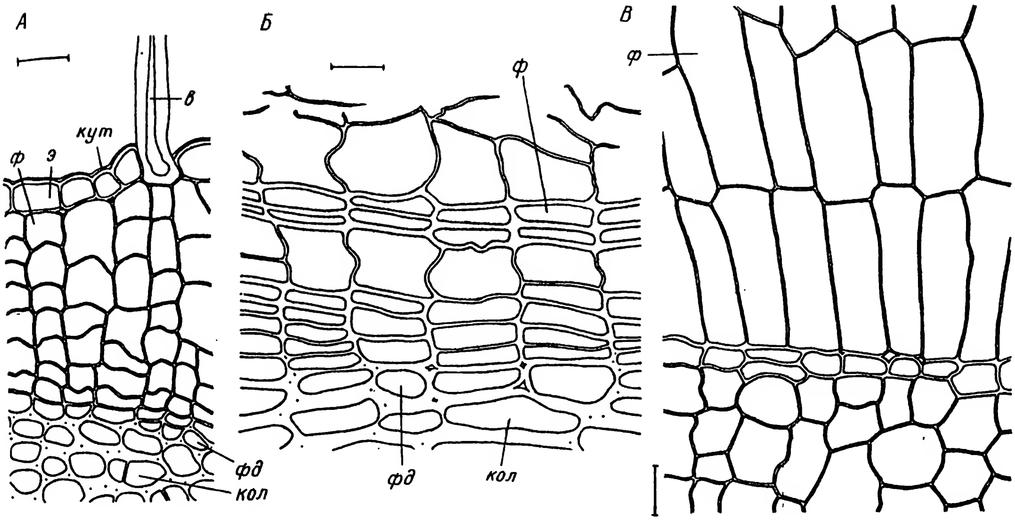


Рис. 1. Покровные ткани на стеблях разных видов рода *Corylus*.

А — на однолетнем стебле *C. colurna*, *Б* — на стволе *C. sieboldiana*, *В* — на стволе *C. colurna*. *в* — волосок, *кол* — колленхима, *кут* — кутикула, *ф* — феллема, *фд* — феллодерма, *э* — эпидерма. Масштабная линейка: *А* — 0.03; *Б* — 0.01; *В* — 0.02 мм.

Кора многолетних ветвей.

Кора многолетних ветвей состоит из тех же тканей, но характеризуется более толстой феллемой, в которой у некоторых растений (*Betula, Corylus sieboldiana*) чередуются слои широко- и узкопросветных клеток. Колленхима сдавлена в радиальном направлении. Вокруг волокон первичной флоэмы усиливается склерификация паренхимы.

Вторичная флоэма состоит из ситовидных трубок с сопровождающими клетками запасающей и кристаллоносной паренхимы. Отдельные группы паренхимных клеток склерифицируются. Клетки лучевой паренхимы в наружной части вторичной флоэмы растягиваются в тангенциальном направлении, что приводит к некоторому расширению лучей.

Стволовая кора.

Исследованные виды можно разделить на две группы: тонкокорые с вторичной флоэмой 2—2.5 мм толщ., толстокорые с вторичной флоэмой более 3 мм толщ. Тонкокорость обычно сочетается со слабой дилатацией флоэмы и тонкой коркой, которая у некоторых видов формируется только в основании ствола (*Betula, Alnus incana*, виды *Carpinus*). У толстокорых растений, как правило, развивается мощная чешуйчатая корка (*Alnus glutinosa, Carpinus be-tulus, Ostrya carpinifolia*).

Толщина проводящей зоны вторичной флоэмы не коррелирует с общей толщиной этой ткани и составляет в среднем 0.3—0.4 мм. У большинства исследованных образцов коры зона проводящей флоэмы достаточно хорошо отграничена от располагающейся снаружи от нее непроводящей зоны. Исключение составляют образцы коры *Ostrya carpinifolia*, собранные на Боржомском плато, у которых граница между обеими зонами выражена нечетко.

Проводящая флоэма состоит из тонкостенных элементов, но у *Carpinus americana* в ней имеются одревесневшие волокна. Все элементы располагаются на поперечных срезах радиальными рядами.

Диаметр ситовидных трубок варьирует от 0.02 до 0.04 мм (см. таблицу), наиболее узкопросветные элементы характерны для *Carpinus orientalis* и видов

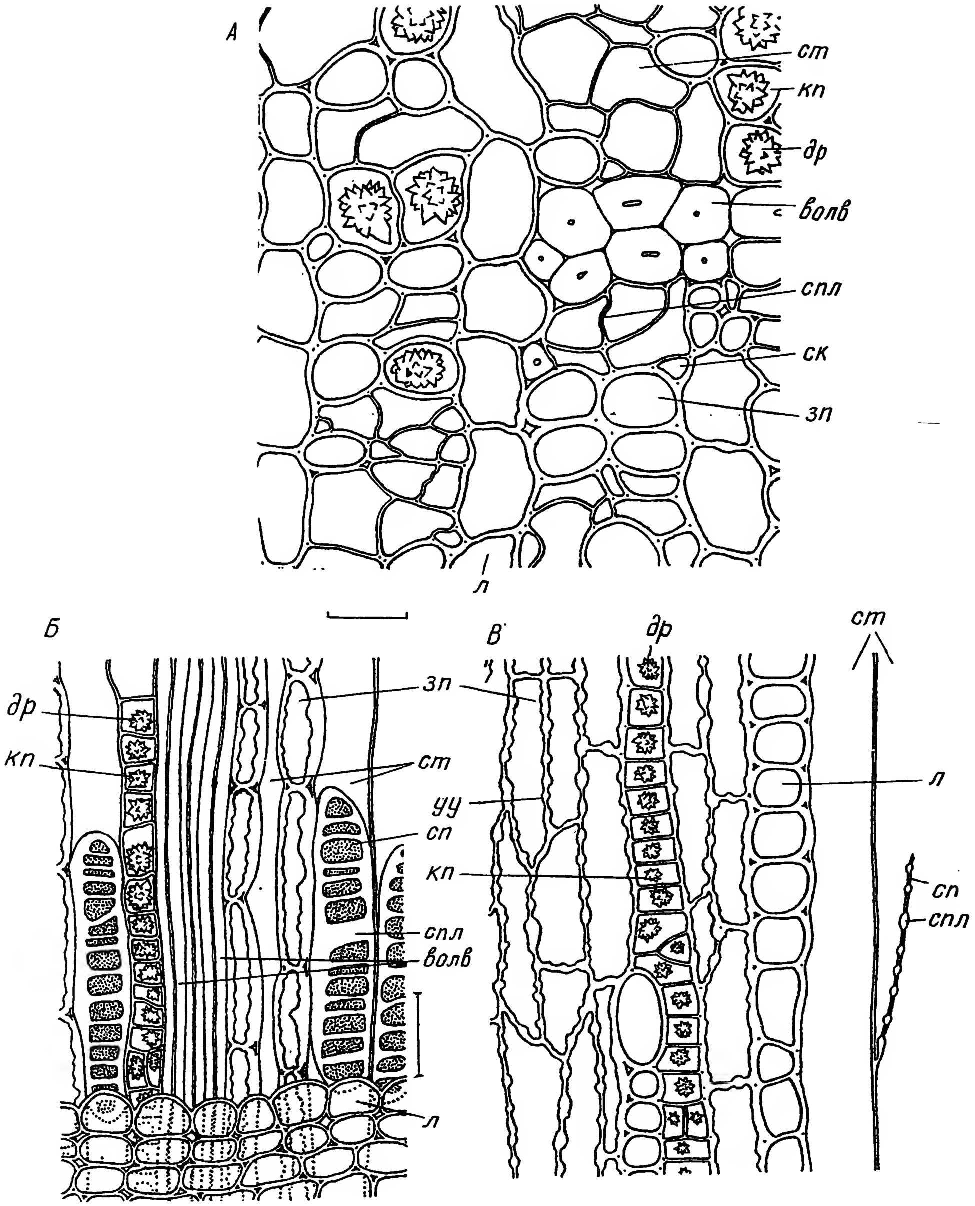


Рис. 2. Строение внутренней зоны вторичной флоэмы в стволах *Corylus colurna* (*А*, *Б*) и *C. sieboldiana* (*В*).

Срезы: *А* — поперечный, *Б* — радиальный, *В* — тангенциальный. *волв* — волокно вторичной флоэмы, *др* — друза оксалата кальция, *зп* — запасающая паренхима, *кп* — кристаллоносная паренхима, *л* — луч, *ск* — сопровождающая клетка, *сп* — ситовидное поле, *спл* — ситовидная пластинка, *cm* — ситовидная трубка, *уу* — узелковые утолщения оболочки. Масштабная линейка: *А* — 0.02; *Б*, *В* — 0.05 мм.

Corylus. Наиболее короткие членики встречаются у *Carpinus caucasica* и *C. orientalis*, наиболее длинные — у *C. americana, Ostrya carpinifolia* и *Corylus avellana.* Корреляция между длиной члеников ситовидных трубок и их диаметром не выявлена. Ситовидные пластинки сложные (рис. 2, *Б*), число ситовидных полей значительно варьирует даже в пределах одного образца, в среднем их

Анатомические признаки стволовой коры исследованных видов

Названия таксонов	Место сбора	Толщина вторичной флоэмы, мм	Признаки ситовидных трубок				Тяжевая паренхима							
			размеры члеников		число и расположение ситовидных полей		запасающая			кристаллоносная		одревесневшая		типы клеток, сочетающиеся в одном тяже
			длина, мм	диаметр, мм	число ситовидных полей на ситовидной пластинке	ситовидные поля на боковых стенках	стенки равномерно тонкие (А)	стенки равномерно толстые (Б)	стенки с узелковыми утолщениями (В)	с друзами (Г)	с кристаллами (Д)	без кристаллов	с кристаллами	
Betuloideae														
Alnus glutinosa (L.) Gaertn.	Московская обл.	2.0—2.9	0.40—0.60	0.02—0.03	10—12	–	+	–	–	+	–	–	–	А; Г
	Боржомское ущелье	3.0–4.1	0.45–0.55	0.03–0.04	7–11	–	+	–	–	+	–	–	–	А; Г
A. incana (L.) Moench	Московская обл.	2.8–3.2	0.10–0.15	0.01–0.03	6–9	–	–	+	–	+	+	–	+	Б; Г; Б+Г
Betula nana L.	Мурманская обл.	0.6–0.8	0.15–0.25	0.01–0.02	5–7	±	–	+	–	+	+	–	–	Б; Г; Б+Г
B. pendula Roth	Московская обл.	2.9–3.3	0.30–0.60	0.03–0.04	9–12	+	+	–	–	+	+	+	–	А; Г+Д
Carpinoideae														
Carpinus americana Michx. (*C. caroliniana* Walt.)	Батумский ботанический сад	2.0–2.5	0.55–0.60	0.03–0.04	10–16	+	+	+	–	–	–	+	+	А; Б
C. betulus L.	Львов	4.9–7.3	0.30–0.50	0.02–0.04	(8)10–12(23)	+	–	+	+	–	–	–	+	Б; В
C. caucasica Grossh.	Боржомское ущелье	1.3–1.5	0.25–0.35	0.03–0.04	(3)6–9(13)	–	+	–	–	+	–	+	–	А; А+Г
C. orientalis Mill.	То же	1.2–1.7	0.25–0.35	0.015–0.020	5–6(8)	–	+	–	–	+	–	–	–	А; А+Г
Ostrya carpinifolia Scop.	Батумский ботанический сад	2.8–3.3	0.50–0.60	0.03–0.04	8–10	+	+	–	–	+	–	+	–	А; А+Г
	Боржомское ущелье	3.0–3.5	0.50–0.70	0.03–0.04	(6)9–13(16)	–	+	–	–	+	+	–	–	А; А+Г; А+Д
Coryloideae														
Corylus avellana L.	Московская обл.	0.7–1.1	0.50–0.70	0.015–0.020	(6)8–9(14)	–	–	–	+	+	–	–	–	В; Г
	Боржоми	1.0–1.1	0.50–0.70	0.015–0.020	(6)8–9(14)	–	–	–	+	+	–	–	–	В; Г
C. colurna L.	Боржомское ущелье	1.0–1.2	0.40–0.50	0.020–0.025	(6)7–9(16)	–	–	–	+	+	–	–	–	В; Г
C. sieboldiana Blume	Батумский ботанический сад	0.9–1.0	0.40–0.45	0.020–0.025	7–13	–	–	–	+	+	–	–	–	В; Г

Продолжение таблицы

Название таксонов	Место сбора	Специализированные элементы стереома			Лучи							Клетки феллемы		Кортекс
			расположение флоэмных волокон		узкие									
		склереиды	в радиальных тяжах	в тангенциальных тяжах	слойность (число слоев)	отношение 1-рядных к 2-, 3-рядным лучам	широкие (веретеновидные)	агрегированные	гомоцеллюлярные	неясно гетероцеллюлярные	гетероцеллюлярные	однородные	разнородные	
Betuloideae														
Alnus glutinosa (L.) Gaertn.	Московская обл.	+	–	–	6–10	1 : 0	–	–	+	–	–	+	–	–
	Боржомское ущелье	+	–	–	7–19	1 : 0	Единичные	–	+	–	–	+	–	–
A. incana (L.) Moench	Московская обл.	+	–	–	(3)8–10(20)	1 : ~0	–	–	+	–	–	+	–	+
Betula nana L.	Мурманская обл.	+	–	–	5–14	1 : 1	–	–	+	–	+	+	–	+
B. pendula Roth	Московская обл.	+	–	–	До 30	1 : 1	+	–	+	–	–	–	+	+
Carpinoideae														
Carpinus americana Michx. (*C. caroliniana* Walt.)	Батумский ботанический сад	+	+	–	5–28	1 : 5	+	–	+	–	–	+	–	+
C. betulus L.	Львов	+	+	–	18–25	1 : 1	+	+	+	–	–	+	–	–
C. caucasica Grossh.	Боржомское ущелье	+	+	–	(2)8–12(27)	1 : 0	+	–	+	–	–	+	–	–
C. orientalis Mill.	То же	+	+	–	2–12	1 : 0	+	–	+	–	–	–	+	+
Ostrya carpinifolia Scop.	Батумский ботанический сад	–	–	+	6–8	~0.7–1	–	–	–	+	–	+	–	–
	Боржомское ущелье	+	–	+	(2)5–8	1 : 0	+	–	+	–	–	–	+	–
Coryloideae														
Corylus avellana L.	Московская обл.	+	+	–	(3)8–10(25)	3 : 1	–	–	–	+	–	+	–	+
	Боржоми	+	+	–	8–13	3 : 1	–	–	–	+	–	+	–	+
C. colurna L.	Боржомское ущелье	+	–	+	(3)10–12(24)	1 : 1	–	–	–	+	–	–	+	+
C. sieboldiana Blume	Батумский ботанический сад	+	+	–	2–26	2 : 1	–	–	–	+	–	–	+	+

Примечание. «+» — наличие, «–» — отсутствие признака.

6—9. Минимальное число (3) отмечено у *Carpinus caucasica*, максимальное (23) — у *C. betulus*. Число ситовидных полей не коррелирует ни с длиной члеников, ни с их диаметром. Простые ситовидные пластинки, которые L. MacDaniels (1918) отмечал у *Ostrya virginiana*, нами не обнаружены. Каждый членик ситовидной трубки ассоциирован с одним тяжом (рис. 2, *А*) из нескольких сопровождающих клеток.

Тяжевая паренхима в проводящей зоне флоэмы однородная. В весенней части прироста ее тяжи немногочисленны и располагаются диффузно, в летней — их гораздо больше и они составляют довольно четко выраженные тангенциальные слои, у видов с флоэмными волокнами отделяющие массивы ситовидных трубок от будущих волокон.

Лучи в проводящей зоне строго радиальные, паренхимные, у большей части видов гомоцеллюлярные из лежачих клеток или неясно гетероцеллюлярные (*Ostrya carpinifolia, Betula nana*, виды *Corylus*) (рис. 2, *Б*), с квадратными в радиальной проекции краевыми клетками. У одних видов лучи только 1-рядные, разной слойности, у других они сочетаются с 2—3-рядными, но последних, как правило, меньше (см. таблицу). У видов *Carpinus* и некоторых растений *Ostrya carpinifolia* из Боржомского ущелья наряду с узкими встречаются широкие веретеновидные лучи. Единичные широкие лучи отмечены также в некоторых образцах коры *Alnus glutinosa* из Боржомского ущелья и *Betula pendula.*

В непроводящей зоне вторичной флоэмы у большей части видов ситовидные трубки с сопровождающими клетками деформируются и постепенно отмирают. Лишь у *Ostrya carpinifolia* и *Corylus colurna* деформированные ситовидные трубки заметны во всей непроводящей зоне, кроме самой периферической ее части.

Бóльшая часть клеток тяжевой паренхимы дифференцируется на запасающие и кристаллоносные. Кристаллоносные клетки обычно мертвые, находящиеся в однородных тяжах, более или менее кубические (рис. 2, *Б, В*), а расположенные в смешанных тяжах с запасающей паренхимой — удлиненные. В обоих случаях они имеют равномерно тонкие стенки и содержат по одной, реже по нескольку друз оксалата кальция. У видов *Betula* и *Ostrya carpinifolia* наряду с клетками, содержащими друзы, развиты клетки с одиночными кристаллами. При том клетки с друзами обычно примыкают к лучам, а клетки с кристаллами — к элементам стереома.

Клетки запасающей паренхимы вытянуты в продольном направлении. У исследованных видов *Alnus, Betula, Ostrya, Carpinus caucasica* и *C. orientalis* они тонкостенные. У *Carpinus americana* встречаются и тонкостенные, и толстостенные клетки, располагающиеся в разных тяжах (см. таблицу). У *C. betulus* клетки тяжевой паренхимы двух типов — с равномерно толстыми стенками и с узелковыми утолщениями стенок. У видов *Corylus* все клетки запасающей паренхимы имеют узелковые утолщения (рис. 2, *В*). В тонкостенных запасающих клетках откладывается крахмал, а в стенках толстостенных клеток — гемицеллюлоза (Whitmore, 1963).

Тяжи флоэмной паренхимы состоят из клеток одного либо двух типов (см. таблицу). Клетки с узелковыми утолщениями стенок не сочетаются с клетками иного строения в одном тяже. Толсто- и тонкостенные клетки запасающей паренхимы в исследованном материале никогда не располагались в одном тяже, но могли сочетаться с кристаллоносными клетками, содержащими как друзы, так и одиночные кристаллы оксалата кальция. У *Betula pendula* оба типа кристаллоносных клеток были отмечены в одном тяже.

В непроводящей зоне флоэмы формируется стереом, по строению которого исследованные виды составляют две группы: у *Betula* и *Alnus* развиты только склереиды (рис. 3,*А*), у остальных видов — склереиды и волокна (рис. 3, *Б, В*). Склереиды представлены каменистыми клетками, возникающими вследствие склерификации тяжевой паренхимы. У *Betula* и *Alnus* она диффузно-очагового (Лотова, 1987) типа, а у остальных исследованных видов — контактного (Ра-

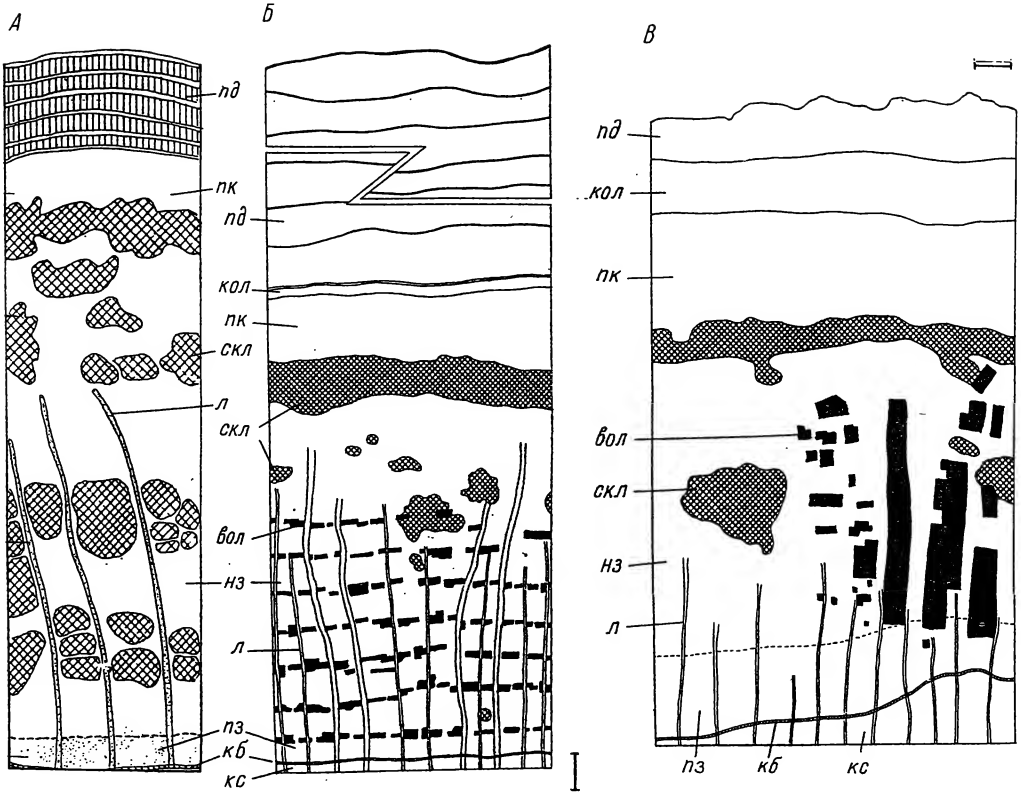


Рис. 3. Схемы строения стволовой коры на поперечных срезах у *Betula pendula* (*А*), *Corylus colurna* (*Б*) и *C. avellana* (*В*).

вол — волокна, *кб* — камбий, *кол* — колленхима, *кс* — ксилема, *л* — луч, *нз* — зона непроводящей флоэмы, *пд* — перидерма, *пз* — зона проводящей флоэмы, *пк* — первичная кора, *скл* — склереиды. Масштабная линейка: *А*, *Б* — 0.01; *В* — 0.05 мм.

rameswaran, 1968) типа, т. е. возникающая в контакте с волокнами. У всех видов очень мощно склерифицируется паренхима на периферии вторичной флоэмы, где формируется сплошное кольцо одревесневших элементов.

Волокна собраны в тангенциальные (рис. 2, *А*; 3, *Б*) или радиальные тяжи (см. таблицу), а у *Corylus sieboldiana* встречаются также одиночные волокна. У видов с радиальными тяжами волокон участки с волокнами чередуются с более обширными участками, не имеющими их (рис. 3, *В*); у видов с тангенциальными тяжами волокон участки без волокон очень малы.

В образовании стереома наряду со специализированными элементами участвуют одревесневшие тонкостенные клетки тяжевой паренхимы. Они окаймляют массивы волокон или склереид, располагаются внутри массивов склереид, а у *Carpinus betulus* и *C. americana* развиваются крупные участки одревесневшей тяжевой паренхимы, некоторые из них контактируют с массивами специализированных элементов стереома. Одревесневшие клетки, контактирующие с волокнами или склереидами, нередко содержат по одному кристаллу оксалата кальция.

На степень развития и, по-видимому, на состав стереома влияют условия произрастания. Так, в образцах коры *Ostrya carpinifolia* из Боржомского ущелья отмечены и волокна, и склереиды, а в образцах коры этого же вида из Батумского ботанического сада склереиды не обнаружены. В образцах коры *Alnus* *glutinosa* из Боржомского ущелья склерификация значительно слабее, чем в образцах коры этого же вида из Подмосковья.

Особенности строения стереома в большой степени определяют характер дилатации. У всех исследованных видов дилатация диффузная, но у видов без волокон и видов с волокнами, собранными в радиальные тяжи, она охватывает бóльшую часть непроводящей зоны вторичной флоэмы, за исключением узких секторов, выполненных стереомом. У видов с волокнами в тангенциальных тяжах она ограничена небольшими участками, где массивы стереома прерываются. Такую дилатацию целесообразно называть локально-диффузной.

Лучи в непроводящей зоне вторичной флоэмы не дилатируют. У видов с диффузной дилатацией флоэмы они обычно отклоняются от радиального направления и практически теряются в пролиферирующей паренхиме примерно в середине непроводящей зоны. У видов с локально-диффузной дилатацией они остаются радиальными и заметны почти по всей толщине непроводящей зоны. Клетки лучевой паренхимы, контактирующие с элементами стереома, одревесневают и отмирают, у *Carpinus betulus* и *C. americana* в них часто появляется по одному ромбическому кристаллу оксалата кальция.

Снаружи от непроводящей зоны вторичной флоэмы у видов *Betula, Corylus, Carpinus americana* и *C. orientalis* сохраняется первичная кора и ствол покрыт перидермой, особенно мощной у *Corylus colurna*. У этих видов, кроме *Betula nana*, в основании старых стволов может формироваться чешуйчатая корка (у *B. nana* ее нет). У остальных видов первичная кора не сохраняется, и чешуйчатая корка хорошо развита.

Ткань, заключенная между перидермами, сохраняет строение, свойственное периферической части непроводящей зоны флоэмы. Однако паренхима нередко лигнифицируется.

У большей части исследованных видов перидермы различаются лишь по толщине феллемы, которая состоит из одинаковых, сильно уплощенных клеток с утолщенными суберинизированными стенками. У *Betula pendula* чередуются слои сильно и слабо уплощенных клеток, заполненных бетулином. У *B. nana* клетки феллемы однородные. Слоистость свойственна и феллеме *Corylus sieboldiana* (рис. 1, *Б*). Значительно слабее она выражена у *Carpinus caucasuca* и *Ostrya corpinifolia* из Батумского ботанического сада. У этих видов среди сильно уплощенных клеток местами развиваются небольшие тангенциальные тяжи широкопросветных клеток.

Своеобразную феллему имеет *Corylus colurna*. В ней чередуются слои тонкостенных и более толстостенных клеток. Тонкостенные клетки имеют разные очертания — от широкопросветных, вытянутых в радиальном направлении, до более или менее изодиаметрических, примыкающих изнутри к толстостенным клеткам (рис. 1, *В*).

Обсуждение результатов

Всем представителям сем. *Betulaceae* s. l. свойственны такие общие черты строения коры, как наличие протофлоэмных волокон, склерификация флоэмной паренхимы, обилие линейных 1-рядных лучей, тенденция к их агрегации и образованию чешуйчатой корки. Это согласуется с мнением о достаточно близком родстве всех представителей *Betulaceae* s. l. (Prantl, 1894; Takhtajan, 1980; Cronquist, 1981). В то же время стволовая вторичная кора у разных видов различается по гистологическому составу и общей архитектонике (см. таблицу).

В семействе выявлены виды с сохраняющейся на стволах первичной корой. Можно предположить, что у *Betula nana, Corylus avellana, C. colurna, C. sieboldiana, Carpinus americana* и *C. orientalis* это связано с их кустарниковым габитусом и более слабым вторичным утолщением, чем у деревьев, стволы которых не имеют первичной коры и покрыты коркой.

У всех исследованных видов имеется тенденция к ассоциации стереома с кристаллоносной паренхимой, причем оксалат кальция откладывается в ней в иной форме, чем в других участках вторичной флоэмы. Возможно, что развитие особых тяжей кристаллоносных клеток в контакте с элементами стереома каким-то образом связано с процессом склерификации (Holdheide, 1951).

Таксономические признаки вторичной коры начинают формироваться со 2—4-го года и вполне проявляются только в многолетних стволах. При анализе коры и выявлении черт специализации флоэмы наибольшее внимание уделяют ситовидным элементам. Судя по результатам проведенного исследования, для систематики имеют значение не столько признаки отдельных элементов флоэмы, сколько характер ее возрастных изменений, проявляющихся в дилатации и склерификации, и общая архитектоника непроводящей зоны, определяемая главным образом особенностями стереома. У видов с более или менее четкими тангенциальными слоями стереома (*Ostrya carpinifolia, Corylus colurna*) граница между проводящей и непроводящей зонами вторичной флоэмы слабо выражена. По строению стереома можно выделить два структурных типа вторичной коры. Первый тип характеризуется стереомом, состоящим из склереид, группы которых располагаются более или менее диффузно и имеют разные размеры. Второй тип характеризуется наличием наряду со склереидами и волокон. В нем можно выделить два варианта групп волокон — с радиальной и тангенциальной ориентацией.

Первый тип свойствен только родам *Betula* и *Alnus* (см. также: Moeller, 1882; Holdheide, 1951; Лотова, 1984, 1988; Талалуева, 1985), что подтверждает целесообразность их выделения в особый таксон. Второй тип отмечен у всех остальных исследованных родов.

Подсем. *Carpinioideae* в трактовке Тахтаджяна (1987) по архитектонике вторичной коры оказалось неоднородным, так как роду *Carpinus* присуще расположение волокон радиальными группами (Moeller, 1882; Лотова, 1984, 1986), а роду *Ostrya* — тангенциальными.

В роде *Corylus*, выделяемом в монотипное подсемейство (Тахтаджян, 1987), *C. sieboldiana* по строению коры сходен с видами *Carpinus*, а *C. colurna* — с *Ostrya carpinifolia*. Следовательно, род *Corylus* по анатомическим признакам коры занимает промежуточное положение между родами *Carpinus* и *Ostrya*. Поэтому нам кажется целесообразным не отделять его от этих 2 родов, не включать в особое подсемейство и различать в пределах *Betulaceae* s. l. 2 таксона, возможно, в ранге подсемейства — *Betuloideae* и *Coryloideae*.

Таким образом, анатомические признаки вторичной коры целесообразно использовать для уточнения некоторых спорных вопросов систематики и включать в характеристику таксонов.

Работа выполнена в соответствии с государственной научной программой «Университеты России».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буш Н. А. Систематика высших растений. 3-е изд. М., 1959. 536 с.

Веттштейн Р. Руководство по систематике растений. Т. 2. Ч. 2. Высшие растения. (Скрытосеменные). М., 1912. VI + 502 с.

Кузнецов Н. И. Введение в систематику цветковых растений. Л., 1936. 456 с.

Куприянова Л. А. Палинологические данные к систематике порядков *Fagales* и *Urticales* // I Междунар. палинологическая конф. (Таксон, США). Докл. сов. палинологов. Расширенные тезисы. М., 1962. С. 17—25.

Лотова Л. И . Анатомия коры некоторых представителей порядка *Fagales*. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1984. № 2643-84. 23 с.

Лотова Л. И. Анатомия коры *Carpinus betulus* и ее таксономическое значение // Лесной журн. 1986. № 6. С. 8—13.

Лотова Л. И. Анатомия коры хвойных. М., 1987. 152 с.

Лотова Л. И. Структурные особенности лубяных лучей хвойных и лиственных пород в сравнении с их древесинными лучами // Биол. науки. 1988. № 8. С. 61—68.

Талалуева Л. В. Особенности анатомического строения коры стебля некоторых видов рода *Betula* (*Betulaceae*) // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 4. С. 490—495.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Abbé E. C. Flowers and inflorescences of the «*Amenthiferae*» // Bot. Rev. 1974. Vol. 40. N 2. P. 159—261.

Baillon H. Histoire des plantes. T. 6. Paris, 1877. 524 p.

Behnke H.-D. Sieve-element plastids in relation to angiosperm systematics — an attempt towards a classification by ultrastructural analysis // Bot. Rev. 1972. Vol. 38. N 2. P. 155—197.

Behnke H.-D., Dahlgren R. The distribution of characters within an angiosperm system. 2. Sieve-element plastids // Bot. Notiser. 1976. Vol. 129. N 3. P. 207—295.

Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. N. Y., 1981. XVIII + 1262 p.

De Candolle Alph. Ordo CXCI. *Corylaceae* // A. P. De Candolle. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Paris, 1868. T. 16. Pt 2. P. 124—133.

Holdheide W. Anatomie mitteleuropäischer Gehölzrinden // Handbuch der Mikroscopie in der Technik. Bd 5. Teil 1. Frankfurt a. Main, 1951. 193 S.

Hutchinson J. The families of flowering plants. Vol. 1. Dicotyledons. London, 1926. XIV + 328 p.

Kuprianova L. A. On a hitherto undescribed family belonging to the *Amenthiferae* // Taxon. 1963. Vol. 12. N 1. P. 12—13.

MacDaniels L. H. The hystology of the phloem in certain woody angiosperms // Amer. J. Bot. 1918. Vol. 5. N 7. P. 347—376.

Moeller J. Anatomie der Baumrinden. Jena, 1882. 446 S.

Parameswaran N. Strukturbesonderheiten von Sklereiden in sekundären Phloem der Bäume // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1968. Bd 81. H. 6. S. 199—202.

Prantl K. *Betulaceae* // A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1894. Teil 3. H. 1. S. 38—46.

Regel E. Ordo CXCV. *Betulaceae* // A. P. De Candolle. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Paris, 1868. T. 16. Pt 2. P. 161—189.

Roth I. Estructura anatómica de la corteza de algunas especies arbóreas venezolanas de *Lecythidaceae* // Acta Bot. Venez. 1969a. T. 4. N 1-4. P. 89—117.

Roth I. Estructura anatómica de la corteza de algunas especies broóreas de *Bignoniaceae* // Acta Bot. Venez. 1969b. T. 4. N 1-4. P. 157—174.

Takhtajan A. L. Outline of the classification of the flowering plants (*Magnoliophyta*) // Bot. Rev. 1980. Vol. 46. N 3. P. 225—359.

Whitmore T. C. Studies in systematic bark morphology. IV. The bark of beech, oak and sweet chestnut // New Phytol. 1963. Vol. 62. N 2. P. 161—169.

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова

Получено 14 VI 1994

SUMMARY

Bark anatomy has been investigated in 13 betulaceous species of all genera except *Ostryopsis*. Architectonics of the non-conducting phloem determined by the stereom pattern is considered to be of a taxonomic significance. Three patterns of stereom are recognized in *Betulaceae* s. l.: 1) stereom consists of only clustered sclereids; 2) stereom consists of both clustered sclereids and phloem fibers agregated in radial rows; 3) stereom consists of both clustered sclereids and phloem fibers agregated in tangential rows. The first pattern characterizes *Alnus* and *Betula* species. The second and the third are scattered among other species investigated. This is in accordance with the division of the betulaceous plants into two traditional subfamilies — *Betuloideae* (*Betula, Alnus*) and *Coryloideae* (*Corylus, Carpinus, Ostrya, ?Ostryopsis*).

УДК 581.144.4 © Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 7

В. О. Казарян, В. А. Паланджян, В. А. Давтян

О СООТНОШЕНИИ ЧИСЛА ПРОВОДЯЩИХ ЭЛЕМЕНТОВ ЧЕРЕШКА И ПЛОЩАДИ ЛИСТОВОЙ ПОВЕРХНОСТИ У РАСТЕНИЙ РАЗНЫХ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

V. O. KAZARIAN, V. A. PALANDJAN, V. A. DAVTIAN. ON THE RATIO OF THE NUMBER OF CONDUCTING ELEMENTS IN THE PETIOLE AND THE LEAF SURFACE AREA IN PLANTS OF DIFFERENT LIFE FORMS

Установлено, что величина отношения числа и поверхности проводящих элементов черешков к единице площади листовой поверхности увеличивается от древесных растений к травам. Эта величина рассматривается нами как показатель эволюционной трансформации, способствующей активности транспорта веществ между листьями, корнями и другими органами для поддержания повышенного уровня фотосинтеза.

Одним из давно установленных фактов в эволюционной морфологии растений считается филогенетическое направление развития покрытосеменных от деревьев через кустарники к травам (Jeffrey, 1899; Eames, 1911; Haller, 1912; Sinnot, Bailey, 1914, 1922; Александров, Александрова, 1928; Тахтаджян, 1943, 1948, 1964; Серебряков, 1955, 1962; Bailey, 1957, и др.). Подобная эволюционная трансформация жизненных форм осуществлялась путем постепенной редукции вторичной меристемы, т. е. ослабления и прекращения камбиальной активности. Такое направление эволюции покрытосеменных привело к возникновению травянистых форм, отличающихся высоким уровнем активности корнелистовой интеграции (Казарян, 1969).

Корнелистовая интеграция осуществляется через проводящие пути, а ее активизации способствуют следующие факторы: 1) близость расположения листового аппарата к корневой системе; 2) усовершенствованные проводящие элементы осевых органов (Козо-Полянский, 1922; Тахтаджян, 1943, 1948, 1961, 1964; Яценко-Хмелевский, 1948, 1958, 1961); 3) повышенное содержание хлорофилла в стеблевых тканях травянистых растений, способствующее активности транспорта веществ (Казарян, 1969; Казарян и др., 1986; Казарян, Оганян, 1987).

Положительное влияние стеблевого хлорофилла на транспорт веществ выявлено лишь в последние годы (Казарян и др., 1986; Казарян, Оганян, 1987). Было показано, что стеблевой хлорофилл, выделяя кислород в процессе фотосинтеза, активизирует дыхание проводящих элементов, усиливая их функционирование — передачу листовых ассимилятов другим органам — и поддерживая таким образом высокий уровень фотосинтеза (Курсанов и др., 1933; Семененко и др., 1969; Курсанов, 1976; Мокроносов, 1981, и др.).

Для ускорения передвижения ассимилятов из листьев существенны структурные особенности спутников ситовидных элементов листьев в зоне загрузки флоэмы ассимилятами. По данным Ю. В. Гамалея (1985), для древесно-кустарниковых видов характерны открытый тип спутников и симпластический механизм загрузки флоэмы, а для травянистых — закрытый тип спутников и апопластический механизм загрузки флоэмы.

Скорость транспорта ассимилятов по черешку листьев зависит и от других эндогенных и экзогенных факторов. Из эндогенных следует в первую очередь отметить величину отношения числа флоэмных элементов к единице поверхности листа. Впервые на это обстоятельство обратили внимание А. Л. Курсанов с соавт. (1933) и А. Л. Курсанов, С. М. Манская (1935). Они определяли величину отношения поверхности листьев к поперечному сечению ситовидных элементов с целью установления степени загрузки флоэмы транспортирующими веществами. При этом ими были получены различные величины для листьев как одного и того же растения, так и различных видов.

Однако для выявления определенной закономерности следовало обратить внимание на ярусность взятых листьев, возраст материнского растения и экологические условия их произрастания с учетом того, что эти факторы оказывают существенное влияние как на ксероморфность листьев, так и на активность синтеза ими ассимилятов.

По нашему мнению, величина отношения числа проводящих элементов флоэмы и ксилемы к единице листовой поверхности может явиться одним из наглядных показателей эволюционной продвинутости представителей различных жизненных форм — деревьев, кустарников и трав. Подобное допущение основано на той закономерности, что эволюция от древесных к травам привела к активизации всех процессов жизнедеятельности растений, разумеется, в том числе и к ускорению транспорта ассимилятов через проводящие элементы черешка листа, что способствовало активности ассимиляционной деятельности последнего (Курсанов и др., 1933; Семененко и др., 1969; Курсанов, 1976; Мокроносов, 1981, и др.).

Для проверки этого предположения нами в 1984—1985 и 1994 гг. были предприняты специальные исследования, результаты которых приведены далее.

Материалы и методы

Объектами исследования служили: из древесных растений — клен полевой *Acer campestre* L., ясень обыкновенный *Fraxinus excelsior* L., дуб крупнопыльниковый *Quercus macranthera* Fisch. et Mey. и орех грецкий *Juglans regia* L.; из кустарниковых — сирень обыкновенная *Syringa vulgaris* L., калина обыкновенная *Viburnum lantana* L., чубушник кавказский *Philadelphus caucasicus* Koehne, кизил *Cornus mas* L.; из травянистых — ромашка бальзамическая *Tanacetum balsamita* Will., фиалка душистая *Viola odorata* L., вьюнок *Convolvulus arvensis* L., клевер *Trifolium repens* L., просвирняк *Malva neglecta* Wallr., девясил *Inula helenium* L., борщевик *Heracleum sosnowskyi* Manden. Все они произрастали в одинаковых почвенно-климатических условиях и при одинаковой освещенности.

Опытные растения были примерно одинаковой вегетативной мощности; для исследования листьев брали растения одного яруса (в 4—5 повторностях). Измеряли поверхность листьев, а в черешках — число сосудов ксилемы и ситовидных элементов, а также общую их поперечную площадь, приходящуюся на 1 см^2 листовой поверхности. Полученные данные обработаны статистически.

Результаты и их обсуждение

Из приведенных в таблице данных следует, что число проводящих элементов ксилемы и флоэмы в черешках листьев, приходящееся на 1 см^2 листовой поверхности, у представителей различных жизненных форм существенно неодинаково и увеличивается от деревьев к травам. У древесных среднее число сосудов ксилемы, приходящееся на единицу листовой площади, составляет 1.8, у кустарников — 5.0, а у травянистых — 8.6, т. е. у последних обеспеченность черешков ксилемой по сравнению с древесными выше в 4.78 раза, с кустарниками — в 1.72 раза (см. таблицу).

Аналогичные данные получены для флоэмы черешков. Прирост числа ситовидных элементов у травянистых оказался больше по сравнению с таковым у древесных в 4.71 и у кустарников в 3.13 раза. Подобную тенденцию изменения проводящих элементов флоэмы у травянистых следует рассматривать лишь как активизирующий фактор транспорта ассимилятов из фотосинтезирующего аппарата к другим органам и частям.

Количественные данные приведены также на рисунке. Средние показатели

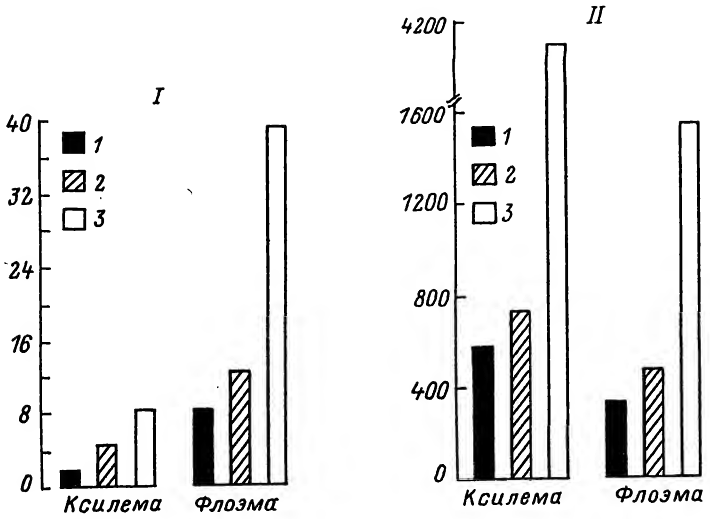
Число и общая площадь проводящих элементов на единицу листовой поверхности у древесных, кустарниковых и травянистых растений

Объекты	Число проводящих элементов черешка на 1 см^2 листовой пластинки ($M \pm m$)		Общая площадь проводящих элементов черешка, мкм^2, на 1 см^2 листовой пластинки ($M \pm m$)	
	ксилемные сосуды	ситовидные элементы	ксилемные сосуды	ситовидные элементы
Деревья				
Quercus macranthera	3±0.17	12±0.54	544±30.2	548±24.3
Fraxinus excelsior	2±0.11	8±0.18	375±16.7	263±10.6
Acer campestre	1±0.04	9±0.38	693±42.1	145±8.2
Juglans regia	1±0.03	4±0.13	707±45.2	352±18.7
Биологическая средняя	1.8±0.08	8.3±0.28	580±28.9	327±13.8
Кустарники				
Syringa vulgaris	4±0.21	13±0.60	679±30.9	472±22.2
Viburnum lantana	6±0.29	9±0.52	814±54.2	515±27.6
Philadelphus caucasicus	5±0.08	11±0.67	646±44.0	387±20.1
Cornus mas	5±0.23	17±0.82	761±50.6	465±19.3
Биологическая средняя	5.0±0.18	12.5±0.54	725±35.7	460±18.4
Травы				
Trifolium repens	15±0.66	85±3.74	4468±117.8	1152±43.4
Convolvulus arvensis	13±0.41	70±3.23	5978±203.4	2160±202.0
Tanacetum balsamita	6±0.11	14±0.81	1763±18.7	772±28.7
Malva neglecta	5±0.13	12±0.55	2303±97.1	587±22.9
Viola odorata	8±0.35	21±0.86	1377±47.8	633±36.4
Inula helenium	8±0.42	64±2.34	5633±258.7	4612±217.5
Heracleum sosnowskyi	5±0.26	8±0.43	7172±324.8	840±46.3
Биологическая средняя	8.6±0.41	39.1±0.76	4099±122.4	1537±70.8

отношения площади ксилемных сосудов к поверхности листа, как правило, нарастают от деревьев к травам. Этот показатель у травянистых по сравнению с древесными больше в 7.0, а по сравнению с кустарниками — в 5.6 раза. Для ситовидных элементов эти цифры соответственно составляют 4.7 и 3.3.

Эти данные иллюстрируют заметное преимущество травянистых в обеспечении активной связи проводящих элементов черешка с клетками листовой пластинки и другими органами и тканями материнского растения. При этом активность транспортной связи черешков травянистых определяется не только общим количеством проводящих элементов в них, но и тем, что последние расположены рядом с хлорофиллоносной тканью черешка и интенсивно поглощают кислород, выделяемый в процессе фотосинтеза внутритканевого хлорофилла. При таких условиях равномерно активизируются элементы флоэмы и ксилемы как черешков, так и стеблей травянистых. Это подтверждено экспериментально (Казарян, Михаелян, 1987а,б).

Приведенные здесь данные и их трактовка дают основание полагать, что величина отношения числа проводящих элементов черешка к площади листа является одним из морфологических параметров — показателей эволюционной



Соотношение проводящих элементов черешков и поверхности листовой пластинки у древесных (*1*), кустарниковых (*2*) и травянистых (*3*) растений.

По осям ординат: *I* — число проводящих элементов, приходящееся на 1 см^2 листовой поверхности; *II* — площадь проводящих элемеитов, мкм^2, приходящаяся на 1 см^2 листовой поверхности.

продвинутости представителей жизненных форм покрытосеменных. Этот вывод косвенно подтверждается и фактом другого порядка: пучковое строение сосудисто-волокнистых систем, как известно, свойственно листьям представителей всех жизненных форм покрытосеменных, тогда как подобное строение осевых органов характерно лишь для травянистых растений. Это, разумеется, следует рассматривать как показатель прогрессивной эволюции от древесных к травам. Отсюда следует, что темп эволюции проводящих систем черешков оказался неодинаковым у представителей трех основных жизненных форм покрытосеменных: у травянистых более ускоренным, чем у деревьев и кустарников. Следовательно, учитывая, что на единицу листовой поверхности последних приходится гораздо меньшее число проводящих элементов, чем у травянистых, мы вправе полагать, что эволюция их фотосинтезирующих органов осуществлялась более ускоренными темпами, чем у древесных или кустарников.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров В. Г., Александрова О. Г. О сосудисто-волокнистых пучках стебля подсолнечника как объекта экспериментальной анатомии // Журн. Русск. бот. о-ва. 1928. Т. 13. № 34. С. 347—376.

Гамалей Ю. В. Особенности загрузки флоэмы у древесных и травянистых растений // Физиол. раст. 1985. Т. 32. Вып. 4. С. 866—875.

Казарян В. О. Старение высших растений. М., 1969. 314 с.

Казарян В. О., Михаелян Г. В. Сравнительная характеристика водного режима листьев жизненных форм из семейства розоцветных // Биол. журн. Армении. 1987а. Т. 40. № 6. С. 433—439.

Казарян В. О., Михаелян Г. В. К вопросу о природе повышенной физиологической активности травянистых растений // ДАН АрмССР. 1987б. Т. 85. Вып. 1. С. 43—48.

Казарян В. О., Оганян А. С. Роль стеблевого хлорофилла в передвижении воды по ксилеме травянистых растений // Биол. журн. Армении. 1987. Т. 40. № 1. С. 5—10.

Казарян В. О., Оганян А. С., Геворкян Г. А. Влияние света на скорость передвижения ^{14}С-сахаров в стеблевых отрезках травянистых растений // Физиол. раст. 1986. Т. 33. Вып. 4. С. 637—642.

Козо-Полянский Б. М. Введение в физиологическую систематику высших растений. Воронеж, 1922. 235 с.

Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении. М., 1976. 646 с.

Курсанов А. Л., Благовещенский В. В., Казакова М. Н. Влияние влажности почвы на физиологические процессы и химический состав сахарной свеклы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1933. Т. 42. Вып. 2. С. 171—198.

Курсанов А.Л., Манская С. М. Фотосинтез и углеводный обмен у банана (*Musa japonica*) в связи с особенностями строения его листьев // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1935. Т. 44. Вып. 4. С. 205—215.

Мокроносов А. Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М., 1981. 194 с.

Семененко В. Е., Владимирови М. Г., Орлеанская О. Б., Райков Н. И., Кованова Е. С. К физиологической характеристике *Chlorella* sp. при высоких экстремальных температурах. II. Изменение биосинтеза, ультраструктуры и активности фотосинтетического аппарата хлореллы при разобщении клеточных функций экстремальной температурой // Физиол. раст. 1969. Т. 16. Вып. 2. С. 210—220.

Серебряков И. Г. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1955. Т. 60. Вып. 3. С. 71—91.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 375 с.

Тахтаджян А. Л. Соотношение онтогенеза и филогенеза у высших растений // Тр. Ереванск. гос. ун-та. 1943. № 22. С. 71—176.

Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М., 1948. 301 с.

Тахтаджян А. Л. Происхождение покрытосеменных растений. М., 1961. 132 с.

Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.—Л., 1964. 235 с.

Яценко-Хмелевский А. А. Принципы систематики древесины // Тр. БИН АН АрмССР. 1948. Т. 5. № 8. С. 5—155.

Яценко-Хмелевский А. А. Происхождение покрытосеменных по данным внутренней морфологии их вегетативных органов // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 3. С. 365—380.

Яценко-Хмелевский А. А. Краткий курс анатомии растений. М., 1961. 282 с.

Bailey I. W. The potentialites and limitation of woody anatomy in the study of the phylogeny and classification of angiosperms // J. Arnold Arbor. 1957. N 38. P. 243—254.

Eames A. J. On the origin of the herbaceous type in the angiosperms // Ann. Bot. 1911. N 35. P. 215—224.

Haller H. L'origine et le systeme phylêtique des Angiosperms exposes à l'aide de leur arbre gênêalogique // Arch. Wêerl. Sci. Exact. Nat. Ser. 1912. Vol. 1. P. 146—234.

Jeffrey E. C. The morphology of the central cylinder in the angiosperms // Trans. Can. Inst. 1899. Vol. 6. P. 599—636.

Sinnot E. W., Bailey I. W. Investigations of the phylogeny of the angiosperms. 3. Nodal anatomy and the morphology of stipules // Amer. J. Bot. 1914. Vol. 1. N 4. P. 441—453.

Sinnot E. W., Bailey I. W. The significance of the «foliar rey» in the evolution of herbaceous angiosperms // Ann. Bot. 1922. N 36. P. 523—533.

Институт ботаники НАН
Республики Армения
Ереван

Получено 21 VI 1989

SUMMARY

It is shown that the ratio of number and size of conduction elements of petioles to the leaf surface area progressively increases from woody plants to grasses in the evolutionary course. This value is considered as the morphological indices of the rate of transport in the leaves and other organs which affects the rate of photosynthesis.

УДК 576.312.35 : 582.736(471.6) © Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 7

А. Ю. Магулаев

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА, РАСПРОСТРАНЕНИЕ И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ТАКСОНОМИИ ВИДОВ *ONOBRYCHIS* ПОДРОДА *HYMENOBRYCHIS* (*FABACEAE*) СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

A. Yu. MAGULAEV. CHROMOSOME NUMBERS, DISTRIBUTION AND SOME TAXONOMICAL PROBLEMS IN NORTH CAUCASUS SPECIES OF *ONOBRYCHIS* SUBGENUS *HUMENOBRYCHIS* (*FABACEAE*)

Установлены хромосомные числа 4 северокавказских видов эспарцета (для 3 из них впервые) по сборам автора из многочисленных пунктов и 2 закавказских видов, определены хромосомные числа 4 видов по образцам семян из ботанических учреждений Средней Азии и Крыма (для *Onobrychis laxiflora* и *O. pallasii* впервые).

На Северном Кавказе эспарцеты подрода *Hymenobrychis* представлены 4 диплоидными ($2n = 14$) видами секции *Hymenobrychis*: *Onobrychis radiata, O. bobrovii, O. majorovii* и *O. vassilczenkoi*. Последние 3 вида — эндемики данного региона. Сравнительно-морфологическое изучение образцов из разных пунктов сбора материала позволило обнаружить переходные формы, что свидетельствует об успешной естественной гибридизации между этими видами и, следовательно, об их относительной молодости. Поэтому целесообразно рассматривать их как комплекс вид—агрегат, ядром которого является *O. radiata*.

Основными центрами сосредоточения видов подрода *Hymenobrychis* (DC.) Peterm. рода *Onobrychis* Mill. являются Азия и Северная Африка, лишь немногие его представители обитают на территории Южной Европы (Ball, 1968). В России виды этого подрода встречаются на Северном Кавказе. Здесь произрастают только представители секции *Hymenobrychis*, наиболее многочисленной по сравнению с 2 другими секциями — *Anthyllium* Nabelek и *Heliobrychis* Bunge. Виды секции *Hymenobrychis* характеризуются опушенным венчиком, крупными изогнутыми бобами с хорошо развитыми, более или менее зубчатыми гребнями. Виды этой группы интенсивно исследуются. Однако до сих пор остается справедливым замечание А. А. Гроссгейма (1948) относительно систематики эспарцетов, которая не может считаться окончательной, так как «большинство видов несет черты недавнего происхождения с неустановившимися признаками» (с. 316). В связи с этим он подчеркивал необходимость изучения их в живом виде, т. е. в природе.

С этой целью нами проведены анализ чисел хромосом различных популяций видов секции *Hymenobrychis*; сравнительно-морфологическое исследование видов на живом материале со всего ареала распространения на Северном Кавказе; сбор материала в различных районах Крыма и Закавказья; изучение Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН. Количество хромосом определяли на временных препаратах корешков проростков. Названия растений даны по «Флоре СССР» (Гроссгейм, 1948) с учетом более поздних номенклатурных изменений (Черепанов, 1973). Гербарий и образцы семян хранятся на кафедре общей биологии Ставропольского педагогического университета.

На Кавказе произрастают около 10 видов секции *Hymenobrychis* (Гроссгейм, 1948, 1949), 6 — в Средней Азии и Казахстане (Байтенов, 1955; Короткова, 1955; Васильева, 1972) и лишь 1 вид — *Onobrychis pallasii* (Willd.) Bieb.,встречается в Крыму (Вовк и др., 1972). Из них, по литературным сведениям, кариологически исследованы 6 видов: *O. sintenisii* Bornm. (Чуксанова, 1967; Байкабилов, 1974), *O. amoena* M. Pop. et Vved. (Байкабилов, 1973, 1974; Культиасов, Байкабилов, 1978), *O. chorassanica* Bunge (Чуксанова, 1967; Саидов и др., 1969; Байкабилов, 1973, 1974), *O. saravschanica* B. Fedtsch. (Саидов и др., 1969; Байкабилов, 1974; Культиасов, Байкабилов, 1978), а также кавказские виды *O. vassilczenkoi* Grossh. (Чуксанова, 1967) и *O. meschetica* Grossh. (Хромосомные..., 1969); у первых 5 видов установлено 2n = 14, у последнего — 2n = 28 (он является единственным полиплоидным видом в данной секции). У первых 3 видов изучена морфология хромосом (Байкабилов, 1974), что, кстати, является весьма нелегким делом, если учесть однообразие форм и небольшие размеры хромосом эспарцетов.

В образцах семян, полученных из ботанических учреждений, 2n = 14 установлено нами для *O. sintenisii* (Ашхабад), *O. baldschuanica* Sirj. (Душанбе), *O. chorassanica* (Ташкент, Душанбе), *O. laxiflora* Baker (Душанбе, Ташкент), *O. pallasii* (Крым, Никитский ботанический сад).

Гроссгейм (1948, 1949) для Северного Кавказа приводит 3 вида секции *Hymenobrychis*: *O. vassilczenkoi*, *O. majorovii* Grossh., *O. bobrovii* Grossh. По мнению А. И. Галушко (1979), виды секций *Hymenobrychis*, *Heliobrychis* и отчасти *Anthyllium* целесообразно выделить в самостоятельный род *Xanthobrychis* Galushko, который на Северном Кавказе также представлен соответственно 3 видами. Все 3 вида не выходят за пределы данного региона, т. е. являются эндемиками Северного Кавказа. Однако изучение этой секции позволяет сделать вывод о том, что в замкнутых аридных котловинах Большого Кавказа произрастает еще 1 вид — *O. radiata* (Desf.) Bieb. Гроссгейм эти растения относил к *O. bobrovii*, хотя по характеру опушения боба и менее развитым шипам они от этого вида отличаются.

В Гербарии БИН хранятся образцы, собранные в разное время в данном регионе и идентифицированные коллекторами как *O. radiata* (хутор Важный Ставропольского края [ныне Карачаево-Черкесии], 30 IX 1949, Д. Еленевский; с. Учкулан, 30 IX 1949, Т. Васильев; с. Былым, по Баксану, 29 VIII 1939, Д. Еленевский; Северная Осетия, пос. Нижн. Кора, перевал Джими, 25 VI 1958, Н. Варгина). Некоторые из них Гроссгеймом переопределены как *O. bobrovii.*

В результате изучения гербарного материала и полевых исследований автора оказалось, что *O. radiata* на Северном Кавказе имеет более широкое распространение, чем считали ранее. На западе небольшая популяция этого вида обнаружена в долине р. Уруп (Косенко, 1970); значительные площади вид занимает в верховьях р. Кубани (Учкуланская аридная котловина), произрастает также на склонах по правому берегу р. Кубани близ станицы Красногорской в сообществе с типичными растениями *O. vassilczenkoi.* Восточной границей распространения этого вида является бассейн р. Шароаргун в Чечне. Интересно, что в окр. с. Безенги (Кабардино-Балкария) на южных склонах Скалистого хр. на небольшом участке совместно произрастают *O. radiata*, *O. bobrovii* и *O. vassilczenkoi.* Согласно нашим данным, *O. radiata*, *O. bobrovii*, *O. vassilczenkoi*, *O. majorovii* имеют 2n = 14 (см. список исследованных образцов), в том числе и растения *O. radiata*, собранные нами в Закавказье (Тбилиси, 9 IX 1983; Азербайджан, курорт Истису, 13 IX 1983; окр. Серсангского водохранилища, 11 IX 1983; с. Неркин-Оратаг, 11 IX 1983). Такой же набор хромосом наблюдался еще у 2 кавказских видов этой секции — *O. kachetica* Boiss. et Buhse из Грузии (Гареджи, 7 IX 1983) и *O. michauxii* DC. (семена получены из Института ботаники АН Армении).

Числа хромосом и исследованные образцы эспарцетов секции *Hymenobrychis*

(коллектором во всех случаях являлся автор статьи)

O. bobrovii. 2n = 14. **Кабардино-Балкария**: с. Безенги, 18 VIII 1988. **Чечня**: с. Итумкале, 20 VIII 1988; левый берег р. Шароаргун в 2 км ниже с. Шарой, 23 VIII 1988. **Дагестан**: левый берег р. Сулак в 5 км ниже с. Чонтаул, 6 VIII 1981; с. Анди, 8 VIII 1974; с. Ботлих, 10 VIII 1974; в районе слияния Аварского Койсу с Каракойсу, 11 VIII 1974; с. Ирганой, 14 VIII 1981; с. Гергебиль, 14 VIII 1981; с. Каракадани, 14 VIII 1981; с. Кумух, 11 VIII 1974; с. Тлох, 20 VIII 1989; южные склоны Богосского хр. по дороге Хунзах—Советское, 20 VIII 1989; окр. с. Ванашимахи, 26 VIII 1989.

O. majorovii. 2n = 14. **Ставропольский край**: окр. с. Прасковея, 3 IX 1975; г. Зеленокумск, 15 VIII 1976. **Кабардино-Балкария**: с. Безенги, 18 VIII 1988. **Ингушетия**: г. Малгобек, 6 IX 1974. **Чечня**: г. Грозный, 6 IX 1974. **Дагестан**: окр. Чиркейского водохранилища, 8 VIII 1981; ст. Кумтаркала, 8 IX 1978, 28 V 1989; с. Амишта, 21 VIII 1989; отроги Самурского хр. в 10 км западнее с. Магарамкент, 31 V 1989.

O. radiata. 2n = 14. **Карачаево-Черкесия**: правый берег р. Кубани в окр. станицы Красногорской, 5 IX 1976; Учкуланская аридная котловина, 21 VIII 1975, 5 VIII 1990. **Кабардино-Балкария**: левый берег р. Баксан в окр. с. Былым, 14 VIII 1992; с. Безенги, 13 IX 1982, 18 VIII 1988; с. Верхняя Балкария, 11 VIII 1976. **Северная Осетия**: левый берег р. Ардон в окр. с. Зинцар, 9 IX 1978. **Чечня**: ущелье р. Шароаргун в 2 км ниже с. Шарой, 23 VIII 1988.

O. vassilczenkoi. 2n = 14. **Краснодарский край**: левый берег р. Уруп в 5 км выше устья, 10 VIII 1981 (сборы А. Д. Михеева); с. Успенское, 8 VIII 1981. **Карачаево-Черкесия**: с. Жако, 8 IX 1976; с. Эльбурган, 26 VI 1979; пос. Эркен-Шахар, 9 IX 1989; шахта № 25, 2 IX 1976; гора Джангура, 8 IX 1976; станица Красногорская, 5 IX 1976; г. Усть-Джегута, 27 VII 1992; пос. Мичуринский, 28 IX 1976; с. Красный Курган, 16 VIII 1975. **Ставропольский край**: окр. г. Изобильного, 1 X 1979; склоны близ Сенгилеевского водохранилища, 22 VIII 1993; с. Темнолесское, 28 VIII 1980; хутор Извещательный, 24 IV 1990; с. Надежда, 24 IX 1977; г. Светлоград, 23 VIII 1991; с. Бешпагир, 9 VIII 1978; с. Северное, 1 VIII 1975; с. Александровское, 1 VIII 1975; Прикалаусские высоты в 10 км западнее с. Александровское, 1 VIII 1975; г. Зеленокумск, 17 VIII 1975; с. Брусиловка, 18 VIII 1976; с. Краснокумское, 16 VIII 1976; г. Георгиевск, 15 VIII 1975; с. Подгорное, 15 VIII 1975; г. Пятигорск, 13 IX 1977; станица Беломечетская, 9 IX 1976; г. Железноводск, 5 VIII 1974. **Кабардино-Балкария**: окр. с. Куба-Таба, 15 VIII 1976; гора Харахора близ с. Заюково, 14 VIII 1976; с. Хуштосырт, 12 VIII 1976.

Западным пределом распространения *O. majorovii*, описанного из Дагестана, является правобережье р. Кумы в окр. с. Прасковея. Несколько южнее в окр. г. Зеленокумска он произрастает вместе с *O. vassilczenkoi. O. majorovii* обычен на Терском и Сунженском хребтах и в предгорном Дагестане, включая восточные отроги Самурского хр. Отдельные растения этого вида встречаются и во Внутреннем Дагестане, в междуречье Андийского Койсу и Каракойсу.

Ареал *O. bobrovii* ограничен горными районами Чечни, Ингушетии и Дагестана. Однако, как указывалось выше, отдельные растения этого вида проникают в бассейн р. Черек Безенгийский. Несколько экземпляров *O. bobrovii* нами обнаружено на берегу р. Сулак в степной зоне Дагестана. Появление их в не свойственных виду условиях, без сомнения, есть результат переноса семян течением реки.

Ареал *O. vassilczenkoi* частично охватывает территорию Краснодарского края (низовья р. Уруп, окр. г. Армавира). На востоке вид встречается до Чегемского ущелья в Кабардино-Балкарии (с. Хуштосырт). Ставропольская возвышенность является северной оконечностью распространения не только *O. vassilczenkoi*, но и видов всей секции *Hymenobrychis*.

Собранные в классических местонахождениях растения *O. radiata* (Тбилиси), *O. bobrovii* (Кумух, Дагестан), *O. majorovii* (Кумтаркала, Дагестан) и *O. vassilczenkoi* (Пятигорск) хорошо отличаются друг от друга, чего нельзя сказать о растениях с периферии ареалов. Так, отдельные растения *O. vassilczenkoi* из Чегемского ущелья по окраске венчика напоминают *O. majorovii*, а растения из низовий р. Малый Зеленчук по форме листочков средних и верхних листьев напоминают *O. radiata.* Одни особи *O. bobrovii* из Дагестана (с. Амишта) по опушению стебля и форме листочков близки к *O. majorovii*, другие (с. Ванашимахи) по характеру опушения боба близки к *O. majorovii.* В Чечне (с. Итумкале) можно обнаружить растения *O. bobrovii*, сходные с *O. majorovii* по характеру опушения боба и окраске венчика, в Кабардино-Балкарии (с. Безенги) — растения, сходные с *O. vassilczenkoi* по опушению стебля и форме листочков. Густое мохнато-пушистое опушение основания стебля, характерное для *O. vassilczenkoi*, наблюдается и в пределах вида *O. majorovii* (г. Грозный, ст. Кумтаркала — loc. cl.!, с. Амишта). Более того, некоторые растения *O. majorovii* из Назранского р-на Ингушетии весьма близки к закавказскому *O. vaginalis* C. A. Mey. В потомстве растений *O. majorovii* из окр. г. Грозного, выращенных в условиях г. Ставрополя рядом с *O. vassilczenkoi* и *O. bobrovii*, обнаружены особи с желтыми (как у *O. vassilczenkoi*) и розовыми (как у *O. majorovii*) венчиками. Сильно варьировала степень опушенности стебля. При этом не наблюдалось корреляции между характером опушения стебля и окраской венчика.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что в районах наложения или соприкосновения ареалов между видами секции происходит естественная гибридизация. Этот факт, а также диплоидная природа изученных видов подтверждают высказанную Гроссгеймом (1948) мысль об их относительной молодости. В связи с этим уместно вспомнить, что виды, описанные Гроссгеймом (1948) как *O. vassilczenkoi* и *O. bobrovii*, ранее рассматривались как формы *O. radiata*: *O. radiata* f. *pjatigorskensis* Širj. и *O. radiata* f. *caucasica* Širj. (Širjaev, 1926), а *O. majorovii* — как разновидность *O. radiata*: *O. radiata* var. *parviflora* Vass. (Васильченко, 1930). «Размытостью» границ между видами этой секции объясняется мнение о необходимости некоторые из них, объединенные вокруг *O. tournefortii* (Willd.) Desv. (в том числе и *O. radiata*), рассматривать в ранге разновидности или (часть из них) подвида (Hedge, 1967).

Очевидно, северокавказские виды секции *Hymenobrychis* правильнее рассматривать как один комплекс вид—агрегат, ядром которого является наиболее древний вид *O. radiata.* Производными от него являются крайние по морфологическим признакам формы — *O. bobrovii* и *O. vassilczenkoi.* Промежуточное положение между ними занимает *O. majorovii*, более сходный с *O. vassilczenkoi.* В таком случае можно заключить, что в эволюции секции в данном регионе главную роль играет не *O. bobrovii*, как полагает М. А. Галкин (1988), а *O. radiata.*

Следует заметить, что характер опушения растений и окраска венчика имеют менее существенное значение для идентификации видов этой группы, чем форма и размеры листочков средних и верхних листьев.

Таким образом, мы считаем, что на Северном Кавказе произрастают 4 вида эспарцетов из секции *Hymenobrychis.* Все изученные виды имеют диплоидное число хромосом, что обычно характерно для эволюционно молодых таксонов. Нахождение форм с промежуточными признаками свидетельствует о слабой выраженности барьера нескрещиваемости видов. Поэтому представляется целесообразным рассматривать обсуждаемую группу как единый комплекс *O. radiata* (Desf.) Bieb. aggr.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байкабилов Т. Число и морфология хромосом некоторых многолетних эспарцетов Средней Азии // Морфогенез растений аридной зоны. Ташкент, 1973. С. 97—110.

Байкабилов Т. Кариологический обзор видов рода *Onobrychis* (Tourn.) Adans. // Морфобиологические особенности дикорастущих растений Узбекистана. Ташкент, 1974. С. 30—43.

Байтенов М. С. Новые виды флоры Казахстана // Вестн. АН КазССР. 1955. № 9. С. 78—80.

Васильева Л. И. Заметки об *Onobrychis baldzhuanica* Širj. // Нов. сист. высш. раст. 1972. Т. 9. С. 212—214.

Васильченко И. Т. Материалы к познанию эспарцетов Северо-Кавказского края, равнин Дагестана и Башкирии // Изв. ГБС. 1930. Т. 29. Вып. 5-6. С. 603—637.

Вовк А. Г., Калиниченко М. Г., Кожевников С. К. и др. Определитель высших растений Крыма / Под общ. ред. Н. И. Рубцова. Л., 1972. 550 с.

Галкин М. А. Результаты сравнительно-морфологического изучения рода *Onobrychis* Mill. флоры Северного Кавказа. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1988. № 3457-В88. 26 с.

Галушко А. И. Новые таксоны и номенклатурные комбинации // Флора Северного Кавказа и вопросы ее истории. Ставрополь, 1979. Вып. 3. С. 53—57.

Гроссгейм А. А. Род Эспарцет — *Onobrychis* Adans. // Флора СССР. М.—Л., 1948. Т. 13. С. 316—367.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М.—Л., 1949. 747 с.

Короткова Е. Е. Род *Onobrychis* Adans. // Флора Узбекистана. Ташкент, 1955. Т. 3. С. 737—744.

Косенко И. С. Определитель высших растений Северо-Западного Кавказа и Предкавказья. М., 1970. 613 с.

Культиасов И. М., Байкабилов Т. Некоторые биоморфологические особенности эспарцетов, произрастающих в Узбекистане // Науч. докл. Высшей школы. Биол. науки. 1978. № 5. С. 88—94.

Саидов Д. К., Байкабилов Т., Убайдуллаев У. Исследование хромосом у некоторых видов эспарцета // ДАН УзССР. 1969. Вып. 1. С. 45—47.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л., 1969. 827 с.

Черепанов С. К. Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). Л., 1973. 668 с.

Чуксанова Н. А. Хромосомные числа некоторых видов флоры СССР из семейства *Leguminosae* Juss. // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 8. С. 1124—1131.

Ball P. W. *Onobrychis* Miller // Flora Europeae. Cambridge, 1968. Vol. 2. P. 187—191.

Hedge I. C. *Onobrychis* Adans. // Flora of Turkey. Edinburgh, 1967. Vol. 3. P. 560—589.

Širjaev G. *Onobrychis* generis revisio critica // Publ. Fac. Sci. Univ. Masaryk Brno. 1926. Vol. 76. P. 1—165.

Ставропольский государственный
педагогический университет

Получено 28 X 1994

SUMMARY

Chromosome numbers for 4 North Caucasus *Onobrychis* species are established on author collected seeds, for 2 transcaucasian species and 4 others — on seeds received from various botanic institutions of Middle Asia and Crimea. In North Caucasus subgen. *Hymenobrychis* include 4 diploid (2n = 14) representatives of sect. *Hymenobrychis* (*Onobrychis radiata*, *O. bobrovii*, *O. majorovii* and *O. vassilczenkoi*). Comparative morphological investigations on specimens of numerical locations are convinced that these species are species—aggregate with *O. radiata* in centre.

УДК 581.9(285.2) (470.40./43)

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 7

В. Г. Папченков, В. В. Соловьева

АНАЛИЗ ФЛОРЫ ПРУДОВ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

V. G. PAPCHENKOV, V. V. SOLOVYEVA. THE ANALYSIS OF POND FLORA OF THE MIDDLE VOLGA REGION

Дан систематический и экологический анализ флоры прудов Среднего Поволжья и его субрегионов, представленной 180 видами сосудистых растений из 95 родов и 48 семейств. Показана степень сходства флоры прудов Лесостепного Предволжья, Лесного, Лесостепного и Степного Заволжья. Отмечены особенности прудовой флоры этих субрегионов.

Одним из звеньев гидрографической сети бассейнов Средней Волги являются многочисленные пруды, флора которых до последнего времени оставалась малоизученной, а все имеющиеся о ней сведения относились лишь к прудам Самарской обл. (Зотов, 1977; Матвеев и др., 1977; Матвеев, Зотов, 1977; Соловьева, Матвеев, 1990).

Настоящая статья представляет собой результат многолетних (1984—1993 гг.) гидроботанических исследований авторов на прудах Татарстана, Чувашии, Марий Эл и Самарской обл. В задачу работы входило проведение систематического и экологического анализа флоры прудов с учетом их расположения в различных природных субрегионах Среднего Поволжья. Было изучено 358 прудов региона, из них 68 находятся в Лесном Заволжье, 114 — в Лесостепном Предволжье, 130 — в Лесостепном Заволжье и 46 — в Степном Заволжье.

Во время флористических исследований нами учитывались все виды сосудистых растений, встреченные в водной среде, а также на сырых и периодически затопляемых берегах водоемов. Отмечены находки харовых водорослей. В приведенном далее списке (табл. 1) виды растений сгруппированы по их отношению к степени насыщения среды обитания водой. Нами выделены виды «водного ядра» флоры (Щербаков, 1991) и прибрежные виды. Первые представлены гидрофитами, последние — группами прибрежно-водных видов растений (гелофитами и гигрогелофитами; Папченков, 1985) и группами заходящих в воду береговых растений (гигрофитами и мезофитами). По нашему мнению, подобное экологическое разделение видов на группы и их комплексы позволяет составить полное представление не только о водной флоре прудов (гидрофиты, гелофиты, гигрогелофиты), но и о флоре этих водоемов в более широком ее понимании.

Флористический список дополнен значениями процента встречаемости макрофитов на прудах как всего региона, так и его отдельных природных субрегионов (табл. 1).

В изученных прудах Среднего Поволжья были отмечены 180 видов сосудистых растений, относящихся к 95 родам и 48 семействам, а также харовые водоросли и печеночный мох *Riccia fluitans*. Наибольшее число видов содержат семейства *Cyperaceae* (23 вида), *Poaceae* (23) и *Potamogetonaceae* (12 видов). В эти 3 семейства входит 32 % видов растений прудов региона. В Лесостепном Предволжье к этим семействам относится 36 %, а в Степном Заволжье — 42 % видов при той же последовательности их расположения в ряду видовой насыщенности. Во флоре прудов Лесного Заволжья на долю 3 ведущих семейств приходится 27 %, в Лесостепном Заволжье — 36 % видов, но в этих субрегионах по числу видов доминирует сем. *Poaceae* (табл. 2).

Очередность расположения других ведущих семейств флоры прудов региона представлена следующим рядом: *Salicaceae* — 11 видов, *Asteraceae* — 10, *Polygonaceae* — 9, *Juncaceae* — 6, *Apiaceae, Lamiaceae, Onagraceae* и *Ranunculaceae* — по 5 видов. Эта последовательность семейств в полной мере не свойственна ни одному отдельно взятому субрегиону, что показывает заметные отличия их прудовых флор от флоры прудов всего изучаемого региона и объясняется природными особенностями сравниваемых территорий. О том же свидетельствуют и показатели их флористического богатства, самые высокие значения которых отмечены для прудов Лесостепного Предволжья, а самые низкие — для прудов Лесного Заволжья (табл. 3).

Родовой спектр сосудистых растений прудов Средневолжского региона выглядит следующим образом: *Carex* — 14 видов, *Potamogeton* — 12, *Salix* — 11, *Juncus* — 6, *Rumex* — 5 видов. В родах *Equisetum* и *Epilobium* отмечено по 4 вида, а в 9 родах — по 3, в 15 — по 2, в 64 родах — по 1 виду.

В «водном ядре» флоры, куда входят настоящие водные растения и земноводные растения с преобладающей водной формой, отмечено 29 видов сосудистых растений из 15 родов и 12 семейств. Прибрежную флору прудов региона

ТАБЛИЦА 1

Виды растений и их встречаемость на прудах Среднего Поволжья

Экологические группы и виды растений	Встречаемость видов на прудах, %				
	субрегионы				весь регион
	Лесное Заволжье	Лесостепное Предволжье	Лесостепное Заволжье	Степное Заволжье	
Виды «водного ядра» флоры					
Гидрофиты					
Batrachium divaricatum (Schrank) Wimm.	–	1	–	–	0.2
Callitriche cophocarpa Sendther	1	3	–	–	1.1
C. verna L.	1	8	2	–	1.1
Caulinia minor (All.) Coss. et Germ.	1	–	–	2	0.5
Ceratophyllum demersum L.	13	9	25	6	15
C. submersum L.	–	–	3	4	1.4
Chara sp. sp.	1	3	5	9	3.9
Elodea canadensis Michx.	22	9	9	15	12
Hydrocharis morsus-ranae L.	1	1	2	–	1.4
Lemna minor L.	56	40	64	15	49
L. trisulca L.	19	15	10	4	12
Myriophyllum verticillatum L.	–	–	5	2	1.9
Nuphar lutea (L.) Smith	1	–	2	–	0.8
Nymphaea candida J. et C. Presl.	1	–	–	–	0.2
Polygonum amphibium L.	25	17	37	17	26
Potamogeton berchtoldii Fieb.	24	31	5	17	18
P. compressus L.	–	1	3	2	1.7
P. crispus L.	–	–	5	–	1.7
P. friesii Rupr.	–	7	2	2	3
P. gramineus L.	–	–	1	9	1.4
P. lucens L.	9	9	15	11	11
P. natans L.	3	4	8	2	5.3
P. obtusifolius Mert. et Koch	1	–	–	2	0.5
P. pectinatus L.	14	25	19	11	19
P. perfoliatus L.	6	3	11	11	7
P. pusillus L.	–	9	2	2	4
P. trichoides Cham. et Schlecht.	1	11	2	2	5
Riccia fluitans L.	–	–	–	2	0.5
Spirodella polyrhiza (L.) Schleid.	46	32	42	2	34
Utricularia vulgaris L.	6	4	2	9	4
Zannichellia palustris L.	–	1	4	6	2.5
Прибрежные виды					
Гелофиты					
Alisma gramineum Lej.	1	–	2	6	2
A. plantago-aquatica L.	29	32	52	24	38
Butomus umbellatus L.	10	8	6	17	10
Equisetum fluviatile L.	3	15	4	2	10
Glyceria maxima (C. Hartm.) Holmb.	–	4	5	9	4

Экологические группы и виды растений	Встречаемость видов на прудах, %				
	субрегионы				весь регион
	Лесное Заволжье	Лесостепное Предволжье	Лесостепное Заволжье	Степное Заволжье	
Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud.	26	11	31	15	22
Sagittaria sagittifolia L.	–	2	6	11	4
Scirpus lacustris L.	3	4	20	15	11
S. tabernaemontani C.C. Gmel.	–	1	–	–	0.2
Sparganium emersum Rehm.	16	6	10	–	9
S. erectum L.	34	25	32	11	28
Typha angustifolia L.	22	20	51	20	32
T. latifolia L.	68	37	62	13	47
T. laxmannii Lepech.	–	1	5	15	4
Zizania latifolia (Griseb.) Stapf	–	2	–	6	1.4
Гигрогелофиты					
Agrostis stolonifera L.	4	11	16	9	11
Bolboschoenus maritimus (L.) Palla	1	–	1	9	1.7
B. koshevnikovii (Litv.) A.E. Kozhevnikov	–	2	7	4	4
Calla palustris L.	3	–	–	–	0.5
Caltha palustris L.	1	1	–	–	0.5
Carex acuta L.	65	68	25	4	44
C. acutiformis Ehrh.	–	1	–	–	0.2
C. riparia Curt.	6	2	9	6	6
C. rostrata Stokes	12	6	1	–	4
C. vesicaria L.	9	11	4	2	7
Catabrosa aquatica (L.) Beauv.	–	1	–	4	0.8
Cicuta virosa L.	3	1	–	–	0.8
Eleocharis acicularis (L.) Roem. et Schult.	–	1	–	–	0.5
Glyceria fluitans (L.) R. Br.	3	4	–	4	3
G. plicata (Fries) Fries	–	3	2	–	1.7
Hippuris vulgaris L.	3	–	2	–	1.1
Iris pseudacorus L.	1	2	2	–	1.7
Lythrum salicaria L.	16	8	25	17	17
Oenanthe aquatica (L.) Poir.	–	1	2	2	1.1
Rorippa amphibia (L.) Bess.	–	2	–	2	0.8
Rumex aquaticus L.	–	1	2	–	0.8
R. hydrolapathum Huds.	–	–	1	–	0.3
Sium latifolium L.	–	1	–	–	0.5
Заходящие в воду береговые растения					
Гигрофиты					
Bidens cernua L.	19	11	4	–	8
B. tripartita L.	35	22	28	15	28
Carex hirta L.	3	18	1	–	6
Epilobium hirsutum L.	3	5	15	–	8
E. palustre L.	–	4	11	9	7

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Экологические группы и виды растений	Встречаемость видов на прудах, %				
	субрегионы				весь регион
	Лесное Заволжье	Лесостепное Предволжье	Лесостепное Заволжье	Степное Заволжье	
Juncus articulatus L.	1	8	8	2	6
J. compressus Jacq.	6	12	2	2	6
J. gerardii Loisel.	–	2	18	4	8
Lycopus europaeus L.	10	10	21	24	16
Lysimachia nummularia L.	10	10	2	2	6
Mentha arvensis L.	16	15	5	15	12
Phalaroides arundinacea (L.) Rauschert.	22	9	9	4	10
Polygonum hydropiper L.	4	2	12	–	5
Potentilla anserina L.	6	11	18	13	13
Ranunculus repens L.	6	12	5	2	10
R. sceleratus L.	7	6	15	2	9
Rorippa palustris (L.) Bess.	12	9	1	–	5
Salix cinerea L.	24	16	–	2	10
S. triandra L.	38	21	9	2	17
S. viminalis L.	29	13	8	–	12
Scirpus sylvaticus L.	54	46	36	2	40
Scutellaria galericulata L.	3	6	4	4	5
Stachys palustris L. и др. (всего 85 видов)	1	7	10	6	7
Мезофиты					
Bromopsis inermis (Leys) Holub.	1	2	2	6	2.4
Calamagrostis epigeios (L.) Roth	4	2	3	2	3
Chenopodium album L.	–	2	4	9	3
Cirsium setosum (Willd.) Bess.	3	4	1	–	2
Elytrigia repens (L.) Nevski	3	5	12	9	7
Festuca pratensis Huds.	3	1	2	6	2.5
Inula britannica L.	–	3	12	11	6
Matricaria perforata Merat.	–	2	18	15	9
Plantago intermedia DC.	1	2	2	11	2.8
Rumex confertus L. и др. (всего 26 видов)	3	2	11	15	7
Всего видов	95	138	117	107	182
Число обследованных прудов	68	114	130	46	358

слагают 152 вида сосудистых растений из 82 родов и 36 семейств (83 % всех отмеченных на прудах видов макрофитов), из них 40 видов из 25 родов и 15 семейств являются прибрежно-водными, а 112 видов из 60 родов и 29 семейств — береговыми растениями, заходящими в воду. По составу семейств прибрежно-водная флора более сходна с группой заходящих в воду береговых видов растений, чем с флорой «водного ядра» (всего 2 общих семейства). Сопоставив флору прудов с флорой рек Среднего Поволжья (Папченков, 1993) и флорой Куйбышевского водохранилища (Папченков, Шпак, 1990), можно сделать вывод, что флора первых представляет собой обедненный вариант флоры водохранилища, 64 % видов которой она содержит. Коэффициент сходства флор данных объек-

ТАБЛИЦА 2

Число видов в ведущих семействах флоры прудов Среднего Поволжья

Семейства	Субрегионы				Все Среднее Поволжье
	Лесное Заволжье	Лесостепное Предволжье	Лесостепное Заволжье	Степное Заволжье	
Cyperaceae	7	21	14	19	23
Poaceae	13	20	17	16	23
Potamogetonaceae	7	9	11	11	12
Salicaceae	6	8	5	5	11
Asteraceae	4	6	6	9	10
Polygonaceae	5	7	8	2	9
Juncaceae	2	6	3	3	6
Lamiaceae	4	4	5	5	5
Ranunculaceae	3	4	3	3	5
Apiaceae	1	3	1	3	5

ТАБЛИЦА 3

Показатели флористического богатства прудов Среднего Поволжья

Показатели	Субрегионы				Весь регион
	Лесное Заволжье	Лесостепное Предволжье	Лесостепное Заволжье	Степное Заволжье	
Число семейств	33	35	36	36	48
Число родов	53	70	66	66	95
Число видов	95	138	117	107	182
Среднее число видов в семействе	2.9	3.9	3.3	3.0	3.8
Среднее число родов в семействе	1.6	2.0	1.8	1.8	2.0
Среднее число видов в роде	1.8	1.9	1.8	1.6	1.9
Число семейств, представленных 1 видом	24	21	25	27	32
То же, %	72	60	69	75	67
Число родов, представленных 1 видом	28	39	32	39	64
То же, %	52	56	47	59	67

тов, рассчитанный по формуле Жаккара (Василевич, 1969), равен 58 %, причем близкие величины сходства имеют как водные флоры (59 %), так и флоры заходящих в воду береговых растений (56 %). Степень сходства флор прудов и рек Среднего Поволжья заметно ниже — 46 %. На прудах встречено всего 54 % видов, отмеченных для речной флоры, но при этом виды «водного ядра» и почти все прибрежно-водные растения прудов встречены и в речках. Различия обусловлены низким сходством (39 %) флор заходящих в воду береговых растений, поскольку в воде рек отсутствуют многие луговые мезофиты и большая часть сорных малолетников, обильных на обсыхающих мелководьях прудов.

Экологический спектр флоры прудов Среднего Поволжья представлен гидрофитами (17 %), гелофитами (8), гигрогелофитами (14), гигрофитами (47) и мезофитами (14 %). Доминирующее положение гигрофитов характерно для флоры прудов как каждого субрегиона, так и всего региона в целом. Второе место по числу видов занимают гидрофиты. Процентное соотношение экологических групп в различных субрегионах примерно одинаково. Обращают на себя внима-

ТАБЛИЦА 4

Экологический спектр флоры прудов Среднего Поволжья

Экологические группы	Субрегионы				Весь регион
	Лесное Заволжье	Лесостепное Предволжье	Лесостепное Заволжье	Степное Заволжье	
Гидрофиты	$\frac{21}{22}$	$\frac{22}{16}$	$\frac{25}{21}$	$\frac{24}{22}$	$\frac{31}{17}$
Гелофиты	$\frac{10}{11}$	$\frac{14}{10}$	$\frac{13}{11}$	$\frac{13}{12}$	$\frac{15}{8}$
Гигрогелофиты	$\frac{14}{15}$	$\frac{21}{15}$	$\frac{15}{13}$	$\frac{12}{11}$	$\frac{25}{14}$
Гигрофиты	$\frac{41}{43}$	$\frac{66}{48}$	$\frac{50}{43}$	$\frac{42}{38}$	$\frac{85}{47}$
Мезофиты	$\frac{9}{9}$	$\frac{15}{11}$	$\frac{14}{12}$	$\frac{18}{17}$	$\frac{26}{14}$
Всего	$\frac{95}{100}$	$\frac{138}{100}$	$\frac{117}{100}$	$\frac{109}{100}$	$\frac{182}{100}$

Примечание. Над чертой — число видов, под чертой — %.

ТАБЛИЦА 5

Коэффициенты сходства флоры прудов субрегионов Среднего Поволжья по различным комплексам ее экологических групп

Пары сравниваемых территорий	«Водное ядро» флоры	Прибрежно-водные виды	Вся водная флора	Заходящие в воду береговые виды	Весь комплекс видов
Лесное Заволжье—Лесостепное Предволжье	65	69	57	51	53
Лесное Заволжье—Лесостепное Заволжье	53	81	61	34	54
Лесное Заволжье—Степное Заволжье	50	53	52	29	39
Лесостепное Предволжье—Лесостепное Заволжье	74	83	67	56	60
Лесостепное Предволжье—Степное Заволжье	70	79	66	38	49
Лесостепное Заволжье—Степное Заволжье	75	66	70	46	56

ние лишь высокое обилие мезофитов на прудах Степного Заволжья, которых здесь в 2 раза больше, чем на прудах Лесного Заволжья, и очень высокое обилие гигрофитов на прудах Лесостепного Предволжья (табл. 4).

Природные особенности сравниваемых территорий, а также относительная удаленность их друг от друга существенно влияют на видовой состав прудов и обусловливают своеобразие их флоры. Сравнение коэффициентов сходства для различных комплексов экологических групп растений наиболее удаленных друг от друга территорий Лесного и Степного Заволжья показало, что наибольшей устойчивостью к зональному фактору обладают виды прибрежно-водного комплекса растений (53 %), меньшей устойчивостью — заходящие в воду береговые виды (29 %).

Наиболее близки между собой флоры прудов Лесостепного Предволжья и Лесостепного Заволжья. Они мало различаются по видовому составу прибрежно-водных видов, коэффициент сходства их достаточно высок и составляет

83 %. Несколько большее различие флор данных районов по группе заходящих в воду береговых видов — 56 %. Самые низкие значения коэффициентов сходства по всем комплексам экологических групп отмечены для флор прудов Лесного и Степного Заволжья (табл. 5).

Анализируя распространение видов растений в водоемах Среднего Поволжья, мы выделили пять градаций встречаемости: очень часто встречающиеся (не менее чем на 28 % водоемов), часто (10—27), нечасто (4—9), редко (1—3) и очень редко (до 1 %).

Наиболее широкое распространение на прудах региона имеют 9 видов: *Lemna minor* (47 %), *Typha latifolia* (47), *Carex acuta* (44), *Scirpus sylvaticus* (40), *Alisma plantago-aquatica* (38), *Spirodela polyrchiza* (34), *Eleocharis palustris* (28), *Bidens tripartita* (28 %).

Часто встречающихся видов 22, среди них *Polygonum amphibium* (26 %), *Phragmites australis* (22), *Potamogeton pectinatus* (19), *P. berchtoldii* (18), *Lythrum salicaria* (18), *Salix triandra* (17), *Potentilla anserina* (13), *Mentha arvensis* (12 %) и др.

К макрофитам, имеющим нечастый характер встречаемости, относятся 34 вида, в их числе *Potamogeton perfoliatus* (7 %), *P. trichoides* (5), *Utricularia vulgaris, Sagittaria sagittifolia, Bolboschoenus koshevnikovii* (по 4 %) и многие осоки. Самую большую группу составляют виды, встречающиеся редко (56 видов) и очень редко (62 вида). Среди них следует различать истинно редкие виды растений (т. е. встречающиеся в небольшом количестве на территории всего региона), редкие для данного типа водных объектов и редко заходящие в водную среду. Наиболее многочисленны виды последней категории, к числу которых относятся *Beckmannia eruciformis, Cardamine dentata, Trifolium repens, Plantago intermedia* и др.

Редкими именно для прудов региона являются *Batrachium divaricatum, Hydrocharis morsus-ranae, Myriophyllum verticillatum,* нимфейные, бóльшая часть видов рдестов и некоторые другие макрофиты.

К истинно редким относятся *Riccia fluitans, Caulinia minor, Ceratophyllum submersum, Potamogeton obtusifolius, Zannichellia palustris.*

Видов, специфичных для флоры прудов, пожалуй, нет, но есть ряд видов растений, особенно часто там встречающихся или встречающихся в прудах чаще, чем в других типах водоемов. К первым относятся *Typha latifolia, Lemna minor, Spirodela polyrhiza, Scirpus sylvaticus,* ко вторым — *Potamogeton berchtoldii* и интенсивно распространяющийся сейчас (прежде всего по прудам) вид *Zannichellia palustris.*

Таким образом, результаты систематического и экологического анализа флоры прудов показали ее значительную неоднородность в пределах субрегионов Среднего Поволжья, которая обусловлена природными особенностями отдельных частей региона. Наиболее разнообразен флористический состав прудов Лесостепного Предволжья, образованный 138 видами водных и прибрежных растений, что составляет 75 % исследуемой флоры. Наиболее беден он на прудах Лесного и Степного Заволжья — 52 и 59 % соответственно. Наибольшее число гидрофитов содержит флора прудов Лесостепного и Степного Заволжья.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 232 с.

Зотов А. М. Флора и растительность прудов Михайло-Овсянского рыбопитомника // Морфология и динамика растительного покрова. Куйбышев, 1977. С. 77—81. (Науч. тр. Куйбышевск. пед. ин-та. Т. 207. Вып. 6).

Матвеев В. И., Бирюкова Е. Г., Симакова Н. С., Зотов А. М. Некоторые закономерности в формировании флоры прудов, созданных в долинах малых рек // Там же. С. 13—39.

Матвеев В. И., Зотов А. М. Флора прудов Куйбышевской области // Интродукция, акклиматизация растений, их охрана и использование. Куйбышев, 1977. С. 48—56.

Папченков В. Г. О классификации макрофитов водоемов и водной растительности // Экология. 1985. № 6. С. 8—12.

Папченков В. Г. Речная флора Среднего Поволжья // Флористические исследования в Поволжье и на Урале. Самара, 1993. С. 16—33.

Папченков В. Г., Шпак Т. Л. Флора островов и мелководий Куйбышевского водохранилища. (Волжско-Камская зональная лаборатория ВНИИОЗ, Казанский ин-т биологии КНЦ АН СССР). Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1990. № 4990-В90.

Соловьева В. В., Матвеев В. И. Влияние антропогенного фактора на формирование флоры и растительности прудов города Куйбышева // Интродукция, акклиматизация, охрана и использование растений. Куйбышев, 1990. С. 114—133.

Щербаков А. В. Флора водоемов Московской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 25 с.

Институт биологии
внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Пос. Борок, Ярославская обл.
Самарский государственный
педагогический университет
им. В. В. Куйбышева

Получено 1 IX 1994

SUMMARY

182 species of the macrophytes with various ecology (hydrophytes — 31, helophytes — 15, hygrophytes — 85 and mesophytes — 26 species) were recorded in 358 ponds of the Middle Volga Region. The intrinsic differences of the pond flora are discovered (Jaccard's similarity coefficient ranged from 39 to 60 %) for the subregions of the territories involved. The close similarity among the pond flora of the subregions is found.

УДК 581.524.3

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 7

Т. А. Работнов

О ЦЕНОТИЧЕСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ, ВХОДЯЩИХ В СОСТАВ ФИТОЦЕНОЗОВ, СМЕНЯЮЩИХ ДРУГ ДРУГА ПРИ СУКЦЕССИЯХ

T. A. RABOTNOV. ON THE COENOTIC POPULATIONS OF PLANT SPECIES OF PHYTOCOENOSES IN THE PLANT SUCCESSIONS

Проанализировано поведение популяций основных видов растений в ходе демутации елового леса после вырубки.

До настоящего времени изучались ценотические популяции видов растений в пределах конкретных фитоценозов — фитоценозные популяции. Назрела необходимость изучения ценотических популяций более крупного объема — популяций видов, входящих в состав фитоценозов, сменяющих друг друга при сукцессиях. Далее рассматриваются ценотические популяции некоторых видов в демутационных сериях фитоценозов, возникающих при восстановительной сукцессии елового леса после его уничтожения. В пределах подзоны южной тайги в таких сукцессиях можно различать 3 основные стадии: травяную или кустарниково-травяную; стадию мелколиственного, главным образом березового леса; стадию елового леса (Работнов, 1994).

Фитоценозы травяной стадии формируются из видов, входящих в состав уничтоженного елового леса (автохтонные группы), и видов, диаспоры которых поступают извне (инвазионные группы).

Среди автохтонных видов можно выделить 4 группы.

1) Виды еловых лесов, укореняющиеся в опадогенном горизонте (черника, брусника, майник, седмичник, кислица и др.), — типичные таежные теневыносливые растения (сциопатиенты). После уничтожения елового леса они быстро отмирают в результате резкого изменения условий произрастания (разрушения опадогенного горизонта, возрастания задернения почвы, к которому они не приспособлены, конкурентного воздействия более приспособленных к создавшимся условиям растений). Виды 1-й группы появляются в надземной части фитоценозов на стадии зрелого березового леса, их популяции получают полное развитие на стадии елового леса. Развитие их популяций в ходе демутации еловых лесов не изучено; очевидно, в нем существует какая-то диапауза — пребывание растений в криптивном состоянии в виде покоящихся подземных органов.

2) Лесные растения, укореняющиеся вне опадогенного горизонта, находящиеся в еловых лесах в угнетенном состоянии в виде слабо развитых вегетативных особей лишь с немногочисленными генеративными побегами. Примером может служить вейник лесной *Calamagrostis arundinacea*.[1] Он положительно реагирует на изменения условий произрастания при вырубке леса, на обильное обеспечение светом, элементами минерального питания и водой: меняется форма роста, вместо распластанных рыхлых дерновин, состоящих в основном из вегетативных побегов, формируются плотные дерновины, состоящие почти исключительно из генеративных побегов (свыше 100 побегов в кусте). Из патиента этот вид превращается временно в виолент. Несмотря на обильное обсеменение, запаса семян в почве он не формирует.

3) Растения, находящиеся в еловом лесу в криптивном состоянии в виде покоящихся подземных органов. Примером может служить вейник наземный *Calamagrostis epigeios*. Благодаря способности размножаться вегетативно он быстро разрастается на лесосеках. Запаса семян в почве он не формирует.

4) Растения, пребывающие в еловом лесу в виде жизнеспособных семян, размещенных под опадогенным горизонтом. Для этой многочисленной, недостаточно изученной группы видов характерна смена состояний их популяций: криптивного — в виде содержащихся в почве жизнеспособных семян в период еловой стадии и активного — в период травяной стадии, когда создаются условия, благоприятные для прорастания покоящихся в почве семян и приживания всходов после вырубки деревьев или уничтожения их огнем, что приводит к разрушению опадогенного горизонта. В создающихся при этом условиях обильного обеспечения ресурсами (светом, водой, элементами минерального питания) и сниженной конкуренции за них возникающие из семян особи пышно разрастаются, обильно цветут и плодоносят, обсеменяются, восполняя почвенный запас семян. Растения этой группы различны по экологическим свойствам — от нитрофильной малины *Rubus idaeus*, разрастающейся в местах с интенсивной нитрификацией, до олигоаэрационного патиента — ситника развесистого *Juncus effusus*, образующего микрогруппировки в пониженных местах с плохо аэрируемыми почвами. Различны они и по времени пребывания их особей в активном состоянии — от краткосрочного до длительного, когда формируется несколько генераций, вплоть до участия в травяном покрове березовых лесов. *J. effusus* образует только одну генерацию особей в активном состоянии, которая постепенно в связи со старением и ухудшением условий произрастания переходит в патиентное состояние, а порой — в криптивное состояние в виде жизнеспособных семян, сохраняющихся длительный срок. Лишь иногда возникает фрагмен-

---

[1] Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

тарная популяция, состоящая из взрослых особей, в вывалах деревьев зрелой еловой стадии. Для видов этой группы характерно длительное пребывание в криптивном состоянии, обычно превышающее длительность пребывания в активном состоянии. О длительности пребывания их в криптивном состоянии можно судить по наблюдениям В. Г. Карпова (1969), обнаружившего под опадогенным горизонтом в ельнике-черничнике большое количество всхожих семян осоки буреющей *Carex brunnescens*, полевицы тонкой *Agrostis tenuis*, луговика дернистого *Deschampsia cespitosa* и частично малины. Активный период существования популяций этих растений характеризуется постепенным снижением жизненного состояния их особей вплоть до перехода в покоящееся состояние.

В развитии популяций берез *Betula pubescens, B. pendula* можно различать 4 стадии (фазы): I) инициальную стадию возникновения популяций; II) стадию взросления популяции (подроста); III) зрелую стадию; IV) реликтовую стадию.

В процессе развития популяции изменяется ее ценотическое значение, в том числе средообразующее воздействие; изменяются взаимоотношения березы с ее консортами, в частности, несомненно, с микоризообразующими грибами, а также с сапротрофами, обеспечивающими разложение листового опада березы и продуцирующими сапрокрины. Предположим, что изменяется видовой состав микоризообразующих грибов и сапротрофов, продуцирующих сапрокрины.

I. Стадия возникновения популяции. Популяция березы возникает в инициальную травяную стадию демутации елового леса из семян, находившихся на поверхности почвы елового леса и приносимых ветром извне. Семена берез легко прорастают, а появляющиеся из них всходы хорошо приживаются в разреженном травяном покрове лесных вырубок и гарей. Всходы хорошо приживаются и в не очень густых зарослях иван-чая, *Calamagrostis arundinacea* и среди «луговых» злаков (*Agrostis tenuis, Deschampsia cespitosa* и др.). Всходы (например, березы пушистой) хорошо приживаются среди мохового покрова из сфагнума Гиршензона и, по-видимому, плохо приживаются в группировках с преобладанием *Juncus effusus*, занимающего на лесосеках некоторых регионов значительные площади.

II. Стадия взросления. Возникающая поросль берез быстро растет, формируя березово-травяные группировки.

III. Зрелая стадия. Популяция образована из взрослых, обильно плодоносящих, в основном одновозрастных особей (колебания в возрасте находятся в пределах, вероятно, не более 10—15 лет). Характерно отсутствие подроста, поскольку береза, как и другие виды деревьев, преобладающих в серийных фитоценозах, семенами под материнским пологом не возобновляется. В состав популяции, помимо взрослых особей, входят лишь семена на поверхности почвы и в приповерхностном слое почвы. Значительного запаса семян в почве не образуется, так как семена берез в почве быстро теряют всхожесть.

Не изучен механизм, обеспечивающий отсутствие семенного размножения берез под материнским пологом. Наиболее вероятно, что это связано с воздействием на прорастание семян и на приживание возникающих всходов сапрокринов, выделяемых сапротрофами, обеспечивающими разложение листового опада. Зрелая популяция берез формирует также опадогенный горизонт, обычно сильно гумусированный, типа маль; таким образом создаются благоприятные условия для формирования эктомикориз. Функциональное значение березы для демутационной системы состоит в создании благоприятных микроклиматических условий для приживания и взросления молодых елей, а также совместно с травянистыми растениями — в восстановлении плодородия почвы, утрачиваемого под еловыми лесами. Зрелая популяция ежегодно продуцирует большое количество довольно легко разносимых ветром семян, что типично для номадного растения.

Производные березняки возникли из березовых климаксовых лесов, широко распространенных в раннем голоцене под воздействием продвижения еловых лесов из Западной Сибири в европейскую часть нашей страны. В климаксовых березовых лесах, несомненно, происходило семенное возобновление берез под материнским пологом. Неясно, как при превращении первичных березовых лесов в производные произошла утрата способности возобновляться семенами под материнским пологом. Возможно, что при переходе климаксовых березняков в производные изменялся либо химический состав листьев, либо состав сапротрофов, обеспечивающих разложение листового опада и продуцирующих сапрокрины.

IV. Реликтовая стадия. В конце зрелой фазы взрослые особи березы постепенно отмирают, в древесном ярусе сообщества их сменяет ель. Березняк переходит в еловый лес. Однако некоторое небольшое число особей березы сохраняется в живых и входит в состав елового фитоценоза, образуя реликтовую фазу популяции. Эти особи обильно плодоносят, но семенное возобновление березы под еловым пологом отсутствует. Это связано не с затенением, а с воздействием ели на почву, формированием мощного опадогенного горизонта типа мор и, вероятно, с влиянием сапрокринов, возникающих при разложении опада хвои. Вероятно, при смене укоренения березы в опадогенном горизонте типа муль в зрелой фазе березового леса на укоренение в опадогенном горизонте типа мор елового леса меняется состояние эктомикоризы березы. Постепенно реликтовые особи березы отмирают, и популяция березы прекращает существование. Лишь в местах вывалов деревьев появляются единичные особи березы.

Популяция ели в своем развитии в пределах демутационной системы проходит ряд стадий: 1) стадию возникновения в пределах травяной фазы демутационной системы из семян, приносимых ветром по снегу (хионоанемохория); 2) стадию взросления под покровом березы или иной серийной древесной породы; 3) ряд стадий климаксового елового леса, а именно стадию одновозрастного елового насаждения, которая в связи со способностью ели как климаксового вида размножаться семенами под материнским пологом переходит в стадию разновозрастного насаждения, а затем в стадию мозаичного разновозрастного фитоценоза. Для всех этих стадий характерно отсутствие запаса покоящихся семян, поскольку все семена ели, если они не поедаются животными, быстро прорастают или теряют всхожесть. Ценотическая популяция ели существует неопределенно долгое время и прекращает свое существование под воздействием внешних факторов (пожара, вырубки и др.).

Функциональное значение ели для демутационной системы проявляется главным образом в формировании мощного опадогенного горизонта, перекрывающего опавшие на поверхность почвы семена растений травяных стадий, способствующего длительному (до 100 лет и более) сохранению их жизнеспособности.

Особый тип представляют собой инвазионные популяции, из которых распространены аэроанемохорные и эндозоохорные.

Типичный представитель аэроанемохорных популяций иван-чай *Chamerion angustifolium* широко распространен на вырубках, и в особенности на гарях; он образует в инициальную травяную стадию демутации заросли на дренированных, достаточно богатых почвах с выраженной нитрификационной способностью. В особо благоприятных условиях он образует густые (высотой до 2 м) заросли, энергично размножается вегетативным путем, продуцируя огромное количество легко распространяемых ветром семян. Под материнским пологом он семенами не размножается, являясь типичным номадным растением. Иван-чай недолговечен: его заросли быстро отмирают, не оставляя в почве запаса жизнеспособных семян. Имеются, однако, основания полагать, что часть особей иван-чая переходит в покоящееся состояние в виде подземных органов и может пребывать в таком состоянии до начала новой демутационной сукцессии. Таким образом, в развитии популяции иван-чая можно различать следующие состояния: 1) семена, приносимые ветром извне; 2) пышно развитые заросли, состоящие в основном или исключительно из генеративных побегов; 3) предположительно покоящиеся подземные органы.

Существуют инвазионные популяции, возникающие эндозоохорно. Из них наиболее распространена в еловых лесах популяция рябины *Sorbus aucuparia*. Она образуется из семян, оказавшихся в экскрементах птиц, в основном дроздов, залетающих в леса (особенно хвойные). Из семян появляются растения, достигающие размеров подроста, но не переходящие в генеративное состояние и отмирающие в вегетативном состоянии. Численность популяции поддерживается ежегодным поступлением семян. При вырубке леса такой подрост сохраняется, но в связи с пышным развитием травяного покрова обычно пребывает в прежнем жизненном состоянии. Как редкость образуются слабо развитые кисти плодов, не имеющие значения для семенного размножения вида ввиду непригодности для этого условий вырубок. Популяция рябины — тип инвазионно зависимой, не способной к репродукции популяции.

Несмотря на недостаточную изученность вопроса, выявляется значительное разнообразие ценотических популяций, участвующих в восстановительных сукцессиях ельников после их уничтожения вырубкой или огнем. Можно различать следующие типы популяций.

А. Автохтонные.

1) Популяции, возникающие из семян, продуцируемых в фитоценозах, входящих в состав демутационной системы: а) прекращающие свое существование по достижении предельного возраста особей (популяция березы); б) существующие неопределенно долгое время, пока не уничтожаются под воздействием каких-либо внешних факторов (вырубки, пожары, воздействие животных) (популяция ели).

Семена видов растений, образующих эти популяции, не могут длительно сохранять жизнеспособность в почве, не формируют почвенных запасов семян. Эти виды, особенно ель, формируют опадогенные горизонты, способствующие длительному сохранению жизнеспособных семян других видов растений.

2) Популяции видов, приспособленных к существованию в сменяющихся условиях в травяных фитоценозах, возникающих при уничтожении ельников, при обильном обеспечении основными ресурсами, когда эти виды пышно разрастаются и формируют почвенные запасы семян или подземные вегетативные органы, способные переходить в состояние покоя, и в условиях лесных фитоценозов, когда виды пребывают в виде покоящихся особей жизнеспособных семян, подземных покоящихся органов. В популяциях этих видов происходит смена эксплерентного (иногда в сочетании с виолентным) и патиентного состояний особей.

3) Популяции растений, хорошо приспособленных к произрастанию в условиях еловых лесов, укореняющихся в опадогенном горизонте, размножающихся в основном вегетативным путем и формирующих значительный запас семян в почве. При уничтожении леса в связи с разрушением опадогенного горизонта они быстро отмирают и вновь возникают лишь в березовых лесах, имея диапаузу в своем развитии.

4) Популяции лесных растений, которые недостаточно приспособлены к успешному произрастанию в еловых лесах, пребывают в угнетенном (патиентном) состоянии, но положительно реагируют на уничтожение древесного полога, не формируют запаса семян в почве. Возможно, что эти виды — реликты фитоценозов, предшествующих ельникам.

Б. Инвазионные популяции.

1) Анемохорные.

2) Эндозоохорные. В их составе нет покоящихся в почве семян.

Несомненно, существуют и другие типы ценотических популяций демутационных систем. По-видимому, достаточно широко распространены сочетания отдельных типов популяций, в частности участие в них особей в виде покоящихся подземных органов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Карпов В. Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л., 1969. 336 с.

Работнов Т. А. Еловый лес как трехстадийная сукцессионная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 2. С. 53—60.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова

Получено 22 XI 1994

SUMMARY

Coenotic populations of plant within a concrete phytocoenoses — phytocoenotic populations — were investigated until resently. A necessity of study of larger coenotic populations — species populations consisting in phytocoenoses which change each other in succession came to a head. Coenotic populations of some species in demutation succession of fir-forest after its destruction are considered in the article.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.263 (574.23)
© 1995

Б. Ф. Свириденко

НОВЫЙ ВИД РОДА *CLADOPHORA* (*CHLOROPHYTA*) ИЗ СЕВЕРНОГО КАЗАХСТАНА

B. F. SVIRIDENKO. THE NEW SPECIES OF THE GENUS *CLADOPHORA* (*CHLOROPHYTA*) FROM NORTHERN KAZAKHSTAN

Дано описание нового вида *Cladophora koktschetavensis*.

При изучении водной растительности в оз. Щучьем (Кокчетавская возвышенность) в 1986 г. были собраны многочисленные образцы эгагропильного вида *Cladophora*, имеющие несомненное родство с распространенным в Европе видом *Cladophora cornuta* Brand. Ранее эгагропильные кладофоры в Казахстане не отмечались (Голлербах, Сдобникова, 1980). В монографии C. van den Hoek (1963), посвященной европейским видам кладофор, единственный безризоидный европейский эгагропильный вид *C. cornuta* выделен в секцию *Cornuta* Brand. К настоящему времени данная секция должна быть пополнена азиатскими видами: *C. kusnetzowii* C. Meyer — эндемиком оз. Байкал — и *C. kozhowii* Zagor. et Izhbol., который является эндемиком оз. Хубсугул в Монголии (Мейер, 1930; Загоренко, Ижболдина, 1977; Голлербах, Сдобникова, 1980). Морфологический анализ собранных североказахстанских образцов показал, что кладофора из оз. Щучьего отличается от других видов секции *Cornuta* и не соответствует диагнозам ни одного из видов, приведенных как в цитированных работах, так и в других известных сводках (Söderström, 1963; Starmach, 1972). Основными морфологическими признаками, по которым этот вид отличается от остальных видов секции *Cornuta*, являются более крупные размеры талломов и значительная длина апикальных клеток (см. таблицу).

Обнаруженный вид формирует монодоминантные сообщества на глубинах 7—12 м, составляющих нижний предел распространения макрофитной растительности в оз. Щучьем. Местами водоросль покрывала до 50 % площади дна. Вид постоянно присутствовал в гидробиологических бентосных дночерпательных пробах в полосе протяженностью около 10 км вдоль всего побережья. Среди собранных образцов отсутствовали эпифитные или свободно перемещающиеся в толще воды и по поверхности грунта формы, характерные для *C. cornuta*. По отсутствию ризоидов биоморфа нового вида должна считаться свободноплавающей, тем не менее было отмечено, что обращенные вниз ассимиляционные ветви дерновинок непременно погружены концами в поверхностный слой ила и выполняют функцию прикрепления. Водоросль является типично пресноводной. Вода в оз. Щучьем гидрокарбонатно-кальциевая, имеет минерализацию 0.3 г/л, общую жесткость 1.6 мг-экв./л, pH 8.2, прозрачность 8.0 м. Грунты в местообитаниях вида представлены тонкодетритными серыми илами.

Далее приведено описание данного вида.

Сравнение видов рода *Cladophora*

Виды	Диаметр дерновинок, мм	Признаки апикальных клеток		
		ширина, мкм	отношение длины к ширине	толщина оболочки, мкм
C. koktschetavensis из оз. Щучьего (наши данные)	До 20	30—50	7—12	6—10
C. cornuta (по: Van den Hoek, 1963)	До 4	35—54	3.5—7.5	2.5—8
C. kusnetzowii (по: Мейер, 1930)	2—4	30—37	—	—
C. kozhowii (по: Загоренко, Ижболдина, 1977)	2—3(5)	28.8—62.4	1.3—5.3	5—12

Cladophora koktschetavensis Sviridenko sp. nov. — Caespituli rigidi, calce valde incrustati, irregulariter hemisphaerici, atrovel laete virides, ad 20 mm in diam. Thallus isomorphus. Rhizoides nullae. Axes primarii indistincti, 5—12 mm lg., ad 8—15. Insertio apicalis. Statura apicalis et intercalaris. Cellula basalis chlorophyllifera, breviter claviformis, ad 70—100 mcm lt., 140—400 mcm lg. Fila in parte media copiose ramosa. Cellulae apicales cylindricae, nonnullae medio vel in dimidio superiore dilatatae, rectae vel leviter curvatae, obtuse acutatae, 30—50 mcm lt., ad 600 mcm lg. Cellulae membranae lamellosae, crassae, ad 6—15 mcm lt. (см. рисунок).

Species aquae dulcis.

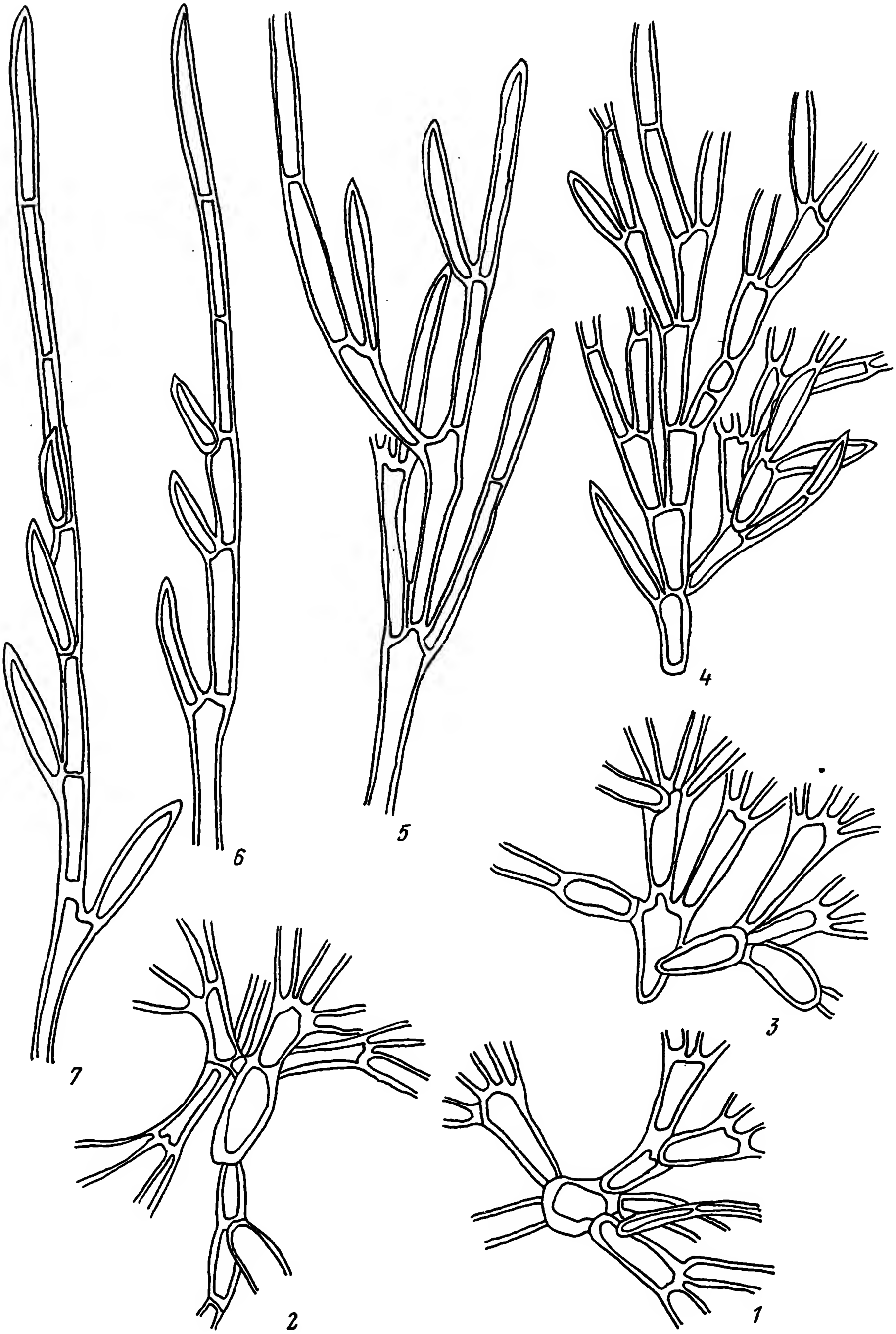
Typus. Kazachstan, edita montium Koktschetavensia, lacus Sczuczje, 7—12 m prof., copiosissime, 24 VII 1986, B. Sviridenko (LE).

Affinitas. A *Cladophora cornuta* Brand diametro caespitulorum (ad 20 mm, nec ad 2—4 mm), proportione longitudinis et latitudinis cellularum apicalium (7—12, nec 3.5—7.5), ramis rectioribus differt.

Дерновинки жесткие, сильно инкрустированные известью, неправильно полушаровидные, темно- или светло-зеленые, до 20 мм в диам. Таллом изоморфный. Ризоиды отсутствуют. Главные оси неясно выражены, между собой неравные, 5—12 мм дл., в числе 8—15, лучами радиально расходятся от нескольких клеток, связанных с одной общей базальной клеткой. Инсерция апикальная. Рост таллома апикальный и интеркалярный. Нити в средней части обильно ветвящиеся. Ветви направлены вверх и в стороны под острым углом к осям. Базальная клетка, которая служит основанием таллома, хлорофиллоносная, короткопалицевидная, до 70—100 мкм шир., 140—400 мкм дл., дает 2—4 боковых ответвления на верхнем конце и нередко 1—2 — на нижнем, которые в свою очередь образуют по 2—4 веточки. Клетки в средней части осей расширенные кверху или цилиндрические, 50—70 мкм шир., по длине в 4—8 раз больше, апикальные клетки цилиндрические, некоторые слегка расширенные посередине или в верхней половине, прямые или слабоизогнутые, 30—50 мкм шир., по длине в 7—12 раз больше (до 600 мкм дл.). Оболочки всех клеток слоистые, толстые, 8—15 мкм толщ. в основании главных осей и 6—10 мкм толщ. в средней и периферической частях. Вегетативное размножение осуществляется фрагментацией таллома при разрушении базальной клетки. Зооспорангии не обнаружены (см. рисунок).

Тип. Казахстан, Кокчетавская возвышенность, оз. Щучье, на глубине 7—12 м, в массе, 24 VII 1986, Б. Свириденко (LE).

Родство. От *Cladophora cornuta* Brand отличается диаметром дерновинок (до 20 мм, а не до 4 мм), иным отношением длины апикальных клеток к ширине (7—12, а не 3.5—7.5), более прямыми ветвями.



Cladophora koktschetavensis.

1—3 — базальные клетки в основаниях главных осей талломов; *4*, *5* — нижняя и средняя части ветви; *6*, *7* — концы ветвей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голлербах М. М., Сдобникова Н. В. Зеленые водоросли. Сифонокладовые // Определитель пресноводных водорослей СССР. Т. 13. Зеленые, красные и бурые водоросли. Л., 1980. С. 7—89.

Загоренко Г. Ф., Ижболдина Л. А. Новый вид рода *Cladophora* Kütz. // Нов. сист. низш. раст. 1977. Т. 14. С. 20—24.

Мейер К. И. Введение во флору водорослей озера Байкал // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1930. Т. 39. Вып. 3-4. С. 179—396.

Hoek C. van den. Revision of the European species of *Cladophora.* Leiden, 1963. 197 p.

Söderström J. Studies in *Cladophora* // Bot. Gothoburg. 1963. Vol. 1. P. 1—147.

Starmach K. Zielenice nitkowate // Flora słodkowodna Polski. T. 10. Warszawa—Krákow, 1972. 751 p.

Томский
государственный университет

Получено 23 V 1994

УДК 582.675.1 (470.1/.6)

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 7

Н. Н. Цвелев

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *RANUNCULUS* (*RANUNCULACEAE*) ИЗ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

N. N. TSVELEV. THE NEW SPECIES OF THE GENUS *RANUNCULUS* (*RANUNCULACEAE*) FROM EUROPEAN RUSSIA

В качестве новых для науки описаны 10 видов рода *Ranunculus* из родства *R. auricomus* и *R. monophyllus*.

Далее приведены описания 10 новых для науки лютиков (*Ranunculus* L.) из наиболее сложной в систематическом отношении секции *Ranunculus* (с типом *R. auricomus* L.). В Восточной Европе (европейская часть территории бывшего СССР) эта секция, согласно нашим еще не опубликованным данным, представлена 75 видами, из которых бóльшая часть (71 вид) встречается в Европейской России. В нашей статье о роде лютик в Восточной Европе (Цвелев, 1994) виды секции *Ranunculus* не приводятся, но эта секция разделена на 3 подсекции (*Pedatifidi* Tzvel., *Ranunculus* и *Cassubici* Tzvel.) и несколько видов-агрегатов. В отличие от среднеевропейских авторов, описывавших «микровиды» этой секции в ранге видов, шведские и финские авторы традиционно описывали многочисленные микровиды в ранге подвидов 4 видов «sensu lato»: *R. auricomus* L. s. l., *R. fallax* (Wimm. et Grab.) Sloboda s. l., *R. cassubicus* L. s. l. и *R. monophyllus* Ovcz. s. l., и только в последнее время (Ericsson, 1992) всем этим подвидам был придан ранг видов. Для нас очевидно, что таксономический ранг подвидов в этом случае не приемлем, так как они во всем сходны с более известными в отечественной литературе микровидами из родов *Alchemilla* L., *Hieracium* L. s. l., *Taraxacum* Wigg. и нередко встречаются по нескольку в одном и том же местообитании. Число микровидов секции *Ranunculus*, как и число микровидов *Taraxacum* и *Hieracium*, заметно убывает в южном и восточном направлениях от Прибалтики, однако и в Сибири встречаются довольно многочисленные и большей частью еще не описанные микровиды из родства *R. monophyllus* s. l. Как и в других родах с апомиктическими и хазмогамными микровидами, основной причиной их формирования в роде *Ranunculus* была гибридизация между немногими спустившимися с гор первичными видами. Обзор всех видов секции *Ranunculus* и ключ для их определения предполагается дать в 30 томе «Новостей систематики высших растений».

Синонимика к упоминаемым далее таксонам дана лишь в необходимых случаях. Цитированные экземпляры видов хранятся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE).

1. **Ranunculus puringii Tzvel. sp. nov.** — Planta 35—60 cm alt. Laminae foliorum radicalium 3—5-partitae vel-sectae, dentibus magnis et obtusis. Segmenta foliorum caulinorum late linearia, vulgo integerrima. Flores 2.5—3 cm in diam., petalis bene evolutis. Torus dense pilosus.

Typus: «Prov. Pskov, pag. Bokatschi, 14 V 1896, N. Puring» (LE).

Affinitas. A specie affini *R. obtusulo* Markl. petalis bene evolutis et toro dense piloso differt.

Растение 35—60 см выс. Пластинки прикорневых листьев 3—5-раздельные или рассеченные, с крупными и тупыми зубцами. Сегменты стеблевых листьев широколинейные, обычно цельнокрайные. Цветки 2.5—3 см в диам., с хорошо развитыми лепестками. Цветоложе густоволосистое.

Тип: «Псковская губ., сел. Бокачи, 14 V 1896, Н. Пуринг» (LE).

Родство. От родственного вида *R. obtusulus* отличается хорошо развитыми лепестками и густоволосистым цветоложем.

Назван в честь исследователя псковской флоры и коллектора описываемого вида Н. И. Пуринга.

R. obtusulus Markl. (1940, Mem. Soc. Fauna Fl. Fenn. 16 : 49) — один из наиболее легко определяемых видов агрегата *R. auricomus* L., отличающийся от *R. auricomus* s. str. широкими и тупыми долями более или менее рассеченных прикорневых листьев, широколинейными сегментами стеблевых листьев, лишь немного недоразвитыми лепестками и рассеянно-волосистым (а не голым) цветоложем. Распространен в Фенноскандии, Прибалтике, в Восточной Европе: на востоке — до юга Коми и Орловской обл., а на юге — до Полтавской обл. Украины.

2. **R. deripovae Tzvel. sp. nov.** — Planta 20—40 cm alt. Laminae foliorum radicalium majusculorum trifidae laciniis sat latis, foliorum minorum — integrae, omnes grosse et obtuse dentatae. Segmenta foliorum caulinorum late linearia, 3—8 mm lt., integerrima. Flores 0.5—1.2 cm in diam., petalis abortivis. Torus glaber.

Typus: «Prov. Lugansk, distr. Lissiczansk, prope pag. Svetlicznoje, in valle fl. Seversky Donetz in prato humido, 23 V 1976, A. Deripova» (LE).

Affinitas. A specie proxima *R. obtusulo* Markl. toro glaberrimo differt.

Растение 20—40 см выс. Пластинки более крупных прикорневых листьев 3-раздельные, с довольно широкими долями, более мелких — цельные, все крупно- и тупозубчатые. Сегменты стеблевых листьев широколинейные, 3—8 мм шир., цельнокрайные. Цветки 0.5—1.2 см в диам., с неразвитыми лепестками. Цветоложе голое.

Тип: «Луганская обл., Лисичанский р-н, близ сел. Светличное, в долине Северского Донца на влажном лугу, 23 V 1976, А. Дерипова» (LE).

Паратипы (paratypi): Саратовская обл., «сел. Дьяковка на р. Еруслан, 20 V 1900, Д. Янишевский»; Волгоградская обл., «Урюпинский р-н, по лугам поймы рр. Ольшанки и Хопра, 20 V 1930, А. Алюшин».

Родство. От родственного *R. obtusulus* отличается совершенно голым цветоложем.

По-видимому, замещает *R. obtusulus* на пойменных лугах Юго-Восточной Европы.

Назван в честь исследователя флоры Донбасса и коллектора описываемого вида А. И. Дериповой.

3. R. golitzynii Tzvel. sp. nov. — Planta 20—40 cm alt. Laminae foliorum radicalium parvorum integrae, dentibus 10—17 latissimis et truncatis, foliorum majorum 3—5-fidae, dentibus paucis obtusis. Segmenta foliorum caulinorum linearia, 2.5—4 mm lt., integerrima. Flores 1.3—1.8 mm in diam., petalis partim evolutis. Torus sparse pilosus.

Typus: «Distr. Lipetzk, in viciniis Zadonsk, pag. Czirikovo, vallicula silvosa Czermashnoi, 7 V 1899, A. Slavutinsky» (LE).

Affinitas. A specie proxima *R. obtusulo* Markl. dentibus foliorum radicalium parvorum truncatis differt.

Растение 20—40 см выс. Пластинки мелких (более ранних) прикорневых листьев цельные, с 10—17 очень широкими, как бы обрубленными зубцами, более крупных — 3—5-раздельные, с немногими тупыми зубцами. Сегменты стеблевых листьев линейные, 2.5—4 мм шир., цельнокрайные. Цветки 1.3—1.8 мм в диам., с частично развитыми лепестками. Цветоложе рассеянно-волосистое.

Тип: «Липецкий у., в окр. Задонска, сел. Чириково, лог Чермашной, 7 V 1899, А. Славутинский» (LE).

Паратипы (paratypi): «Курская губ., Тимский у., Платоновский лес, 6 VI 1897, С. Григорьев»; «Задонский у., лес Попова Ляда, 1—10 VI 1893, А. Славутинский»; «Водопьяновский р-н, Галичья Гора, уроч. Морозова Гора, кустарниковый склон, 17 V 1947, С. Голицын»; там же, «по порубкам в дубраве, 24 V 1947, С. Голицын»; «Хопёрский заповедник, тополевый лес в пойме Хопра у сел. Варварино, 14 VI 1979, Н. Цвелев»; там же, «дубовый лес в пойме Хопра, 8 VI 1979, Н. Цвелев».

Родство. От близкого вида *R. obtusulus* отличается как бы обрубленными зубцами более мелких прикорневых листьев.

Назван в честь известного исследователя среднерусской флоры, и особенно Галичьей Горы, С. В. Голицына.

4. R. chopericus Tzvel. sp. nov. — Planta 20—40 cm alt. Laminae foliorum radicalium partim trilobatae vel trifidae, laciniis lateralibus acute lobatis vel grosse et acute dentatis, partim (posteriores) integrae, dentibus 7—11, magnis et acutis. Segmenta foliorum caulinorum linearia, 2—4 mm lt., vulgo integerrima. Flores 0.5—1.2 cm in diam., petalis partim evolutis. Torus sparse pilosus.

Typus: «Prov. Voronezh, reservatum Chopericum, pratum in valle inundata fl. Choper (ripa sinistra) prope lac. Gorodskaja Serebrjanka 8—9 km ad boreali-orientem versus opp. Novochopersk, 19 VI 1980, N 476, N. Tzvelev» (LE).

Affinitas. A specie proxima *R. basitruncato* Borch.-Kolb dentibus foliorum radicalium minus numerosis differt.

Растение 20—40 см выс. Пластинки прикорневых листьев 3-лопастные или 3-раздельные, с остролопастными или крупно- и острозубчатыми долями, отчасти (более поздние) цельные, с 7—11 крупными и острыми зубцами. Сегменты стеблевых листьев линейные, 2—4 мм шир., обычно цельнокрайные. Цветки 0.5—1.2 см в диам., с частично развитыми лепестками. Цветоложе рассеянно-волосистое.

Тип: «Воронежская обл., Хопёрский заповедник, луг в левобережной пойме Хопра близ оз. Городская Серебрянка в 8—9 км к СВ от Новохопёрска, 19 VI 1980, № 476, Н. Цвелев» (LE).

Родство. От близкого вида *R. basitruncatus* отличается менее многочисленными зубцами прикорневых листьев.

Наиболее южный вид из родства *R. basitruncatus* Borch.-Kolb (1985, Mitt. Bot. Staatsamml. München, 21, 1 : 141, fig. 98, tab. 161) с рассеченными и цельными прикорневыми листьями, имеющими как бы обрубленные у основания крупно- и острозубчатые пластинки. Более или менее типичный *R. basitruncatus* (описан из Баварии) встречается в Прибалтике, на юге Ленинградской обл. и в Псковской обл. В более северных и восточных районах замещается близким видом *R. ostrobottnicus* (Markl. ex Kvist) Ericss.,обычным, в частности, в пойме р. Волхов.

5. **R. ganeschinii** Tzvel. sp. nov. — Planta 20—40 cm alt. Laminae foliorum radicalium partim 3—5-lobatae vel-fidae, partim (posteriores) integrae, dentibus 21—33, parvis, obtusis vel acutiusculis, sinu basali 40—120°. Segmenta foliorum caulinorum linearia, 2—5 mm lt., vulgo integerrima. Flores 0.7—1.5 cm in diam., petalis partim evolutis. Torus sat dense pilosus.

Typus: «Prov. Leningrad, distr. Luga, pratula irrigata ad ripam fl. Trostenka, 24 VI 1926, S. Ganeschin» (LE, cum 2 isotypis).

Affinitas. A specie affini *R. biformi* Walo Koch toro sat dense piloso (nec glabro) et floribus minoribus differt.

Растение 20—40 см выс. Пластинки прикорневых листьев отчасти 3—5-лопастные или 3—5-раздельные, отчасти (более поздние) цельные, с 21—33 мелкими, тупыми или островатыми зубцами и выемкой 40—120°. Сегменты стеблевых листьев линейные, 2—5 мм шир., обычно цельнокрайные. Цветки 0.7—1.5 см в диам., с частично развитыми лепестками. Цветоложе довольно густоволосистое.

Тип: «Ленинградская обл., Лужский р-н, заливной лужок у берега р. Тростенки, 24 VI 1926, С. Ганешин» (LE, с 2 изотипами).

Паратипы (paratypi): «Ленинградская обл., Лужский р-н, луг по склону к р. Шаловке близ сел. Шалово, 5 VI 1924, Ю. Цинзерлинг»; там же, «дубняк у подножия склона к р. Луге близ сел. Мерево к СВ от Луги, 9 VI 1966, № 40, Н. Цвелев»; там же, «ольшатник в правобережной пойме р. Луги у ст. Толмачево, 26 V 1933, № 189, Н. Цвелев»; «Среднее Поволжье, Курмышский у., сел. Жданово на р. Пьяне, 1 VI 1917, А. Шенников»; «Вост. окраина Перми, лужок на вост. берегу р. Бол. Мотовилихи, 20 V 1983, М. Сторожева».

Родство. От родственного вида *R. biformis* отличается довольно густоволосистым (а не голым) цветоложем и более мелкими цветками.

Назван в честь выдающегося петербургского ботаника, одного из коллекторов описываемого рода С. С. Ганешина.

Принадлежит к группе или агрегату *R. biformis* Walo Koch (1933, Ber. Schweiz. Bot. Ges. 42 : 745), также имеющему рассеченные и цельные прикорневые листья, но пластинки их более мелко и часто туповатозубчатые, с более узкой (40—120°) выемкой у основания. Типичный *R. biformis* в Восточной Европе отсутствует.

6. **R. janischevskyi** Tzvel. sp. nov. — Planta 20—45 cm alt. Laminae foliorum radicalium partim 3—5-fidae, partim integrae, 2.5—5 cm lt., minute et saepe obtusiuscule dentatae, sinu basali 40—140°. Segmenta foliorum caulinorum linearia vel lineari-lanceolata, 2.5—5 mm lt., vulgo integerrima. Flores 0.7—1.2 cm in diam., petalis vulgo abortivis. Torus sparse pilosus.

Typus: «Prov. Samara, distr. Buzuluk, locus Belogorskaja, 20 VI 1914, D. Janischevsky» (LE).

Affinitas. A specie proxima *R. ganeschinii* Tzvel. toro sparse piloso differt.

Растение 20—40 см выс. Пластинки прикорневых листьев отчасти 3—5-раздельные, отчасти цельные, 2.5—5 см шир., очень мелко и часто туповатозубчатые, с выемкой 40—140°. Сегменты стеблевых листьев линейные или линейно-ланцетные, 2.5—5 мм шир., обычно цельнокрайные. Цветки 0.7—1.2 см в диам., с обычно недоразвитыми лепестками. Цветоложе рассеянно-волосистое.

Тип: «Самарская губ., Бузулукский у., уроч. Белогорская, 20 VI 1914, Д. Янишевский» (LE).

Паратипы (paratypi): «Оренбургская губ., Орский у., близ сел. Черкасск, 1878, № 871, Ю. Шелль»; «Бузулукский у., долина р. Бузулук в верховьях, 19 VI 1914, № 1199, Д. Янишевский»; «Башкирия, гора Шатан, пояс березы и лиственницы, 1100 м, 14 VI 1955, К. Игошина».

Родство. От родственного вида *R. ganeschinii* отличается рассеянно-волосистым цветоложем.

По-видимому, замещает *R. ganeschinii* в Юго-Восточной Европе.

Назван в честь известного ботаника, исследователя приволжской флоры Д. Е. Янишевского.

7. **R. spryginii Tzvel. sp. nov.** — Planta 20—30 cm alt., cataphyllis 1—2. Laminae foliorum radicalium partim (1—2) integrae, rotundato-reniformes, dentibus nu-merosis parvis et sinu basali 10—40°, partim trifidae, laciniis lateralibus integris, dentibus obtusiusculis, in numero 10—15, sinu basali 70—100°, partim (minutae) integrae obtuse dentatae. Segmenta foliorum caulinorum anguste lanceolata, integerrima vel dentibus parvis, in numero 1—3. Flores 1.8—2.3 cm in diam., petalis bene evolutis. Torus dense pilosus.

Typus: «In viciniis urb. Penza, silva, 29 VI 1907, S. Evgrafov» (LE).

Affinitas. Species *R. obtusulo* Markl. similis, sed foliis radicalibus majoribus integris, toro dense piloso et praesentia cataphyllorum differt.

Растение 20—30 см выс., с 1—2 катафиллами. Пластинки прикорневых листьев отчасти (1—2) цельные, округло-почковидные, с многочисленными мелкими зубцами и базальной выемкой 10—40°, отчасти 3-раздельные, с цельными боковыми долями с туповатыми зубцами в числе 10—15, с базальной выемкой 70—100°, отчасти (наиболее мелкие) цельные, тупозубчатые. Сегменты стеблевых листьев узколанцетные, цельнокрайные или с мелкими зубцами в числе 1—3. Цветки 1.8—2.3 см в диам., с хорошо развитыми лепестками. Цветоложе густоволосистое.

Тип: «В окр. г. Пенза, лес, 29 IV 1907, С. Евграфов» (LE).

Родство. Внешне сходен с *R. obtusulus* Markl., но отличается от него более крупными прикорневыми цельными листьями, густоволосистым цветоложем и наличием катафиллов.

Несмотря на некоторое внешнее сходство с *R. obtusulus*, у которого тоже бывают небольшие прикорневые листья с цельной пластинкой, этот вид более близок к видам агрегата *R. fallax* s. l., так как имеет 1—2 хорошо развитых чешуевидных листа у основания побегов. Приближается также к видам из родства *R. monophyllus* s. l. Распространение его пока точно не установлено.

Назван в честь выдающегося исследователя флоры Среднего Поволжья И. И. Спрыгина.

8. **R. vjatkensis Tzvel. sp. nov.** (*R.* aggr. *monophyllus* Ovcz.). — Planta 10—30 cm alta, caule saepe parum curvato, basi foliis 1—2 squamiformibus. Folia radicalia 1—3, laminis basi profunde et anguste emarginatis, vulgo trilobatis vel tripartitis, lacinia media sat lata, vulgo 3—5-dentata, laciniis lateralibus latis, plus minusve lobatis vel dentatis; segmenta foliorum caulinorum lanceolato-linearia, 3—8 mm lt., integerrima, rarius 1—2-dentata. Flores 7—12 mm in diam., petalis valde abortivis. Carpella et torus breviter pilosa.

Typus: «Rossia, prov. Kirov, opp. Kirov (Vjatka), viridarium in ripa primigenia fl. Vjatka, 26 V 1992, E. Tarassova» (LE, cum isotypo).

Affinitas. A specie proxima *R. notho* (Mela) Ericss. laminis foliorum radicalium minus dissectis, segmentis foliorum caulinorum latioribus et petalis valde abortivis differt.

Растение 10—30 см выс., со стеблем, часто немного изогнутым, у основания с 1—2 чешуевидными листьями. Прикорневых листьев 1—3 с пластинками у основания глубоко- и узковыемчатыми, обычно 3-лопастными или 3-раздельными, с довольно широкой, обычно 3—5-зубчатой средней долей и широкими, более или менее лопастными или зубчатыми боковыми долями; сегменты стеблевых листьев ланцетно-линейные, 3—8 мм шир., цельнокрайные, реже 1—2-зубчатые. Цветки 7—12 мм в диам., с сильно редуцированными лепестками. Плодики и цветоложе коротковолосистые.

Тип: «Россия, Кировская обл., г. Киров (Вятка), парк на коренном берегу р. Вятки, 26 V 1992, Е. Тарасова» (LE, с изотипом).

Паратипы (paratypi): «Окр. Кирова, на ж.-д. насыпи между ст. Киров-1 и ст. Корчемкино, 27 V 1992, Е. Тарасова»; там же, «окр. пос. Афанасьево, лесная поляна в ельнике, 6 VI 1992, Е. Тарасова».

Родство. От наиболее близкого вида *R. nothus* отличается менее рассеченными пластинками прикорневых листьев, более широкими сегментами стеблевых листьев и сильно редуцированными лепестками.

9. R. ovessnovii Tzvel. sp. nov. (*R.* aggr. *monophyllus* Ovcz.). — Planta 20—35 cm alta, caule sat crasso, parum curvato, basi foliis 1—2 squamiformibus. Folia radicalia 2—3, laminis integris vel vix trilobatis, basi profunde et anguste emarginatis, 20—60 mm lt., obtusiuscule dentatis; segmenta foliorum caulinorum inferiorum 5—7, lanceolata, integerrima. Flores 5—10, petalis valde abortivis. Carpella breviter pilosa. Torus subglaber.

Typus: «Prov. Perm, distr. Kudymkar, pag. Vizjai, pratum siccum, 29 V 1992, T. Filatova» (LE).

Affinitas. A specie proxima *R. vytegrensis* (Fagerstr.) Ericss. caule crassiore et multifloro, toro subglabro differt.

Растение 20—35 см выс., с довольно толстым, немного изогнутым стеблем у основания с 1—2 чешуевидными листьями. Прикорневых листьев 2—3, с цельными или едва 3-лопастными туповатозубчатыми пластинками 20—60 мм шир., у основания с узкой и глубокой выемкой; сегментов нижних стеблевых листьев 5—7, ланцетных, цельнокрайных. Цветков 5—10 на стебле, с сильно редуцированными лепестками. Плодики коротковолосистые. Цветоложе почти голое.

Тип: «Пермская обл., Кудымкарский р-н, пос. Визяй, суходольный луг, 29 V 1992, Т. Филатова» (LE).

Родство. От наиболее близкого вида *R. vytegrensis* отличается более толстым многоцветковым стеблем и почти голым цветоложем.

Назван в честь известного пермского ботаника А. М. Овеснова.

10. R. vorkutensis Tzvel. sp. nov. — Planta 10—25 cm alt., cataphyllis cito emorientibus. Laminae foliorum radicalium vix trilobatae vel integrae, reniformes, 3—5 cm lt., dentibus acutis vel acutiusculis et sinu basali latissimo. Segmenta foliorum caulinorum integerrima, linearia vel lanceolato-linearia, 1.5—3 mm lt. Flores 1—1.5 cm in diam., petalis bene evolutis. Torus et carpella glabra.

Typus: «In viciniis opp. Vorkuta, ripa sinistra fl. Vorkuta prope sovchoz Centralnyi, declivitas pratensis, 17 VII 1967, N 57, N. Tzvelev» (LE).

Affinitas. A specie proxima *R. pseudomonophyllo* Timoch. (1933, Фл. Сиб. 6 : 208, 190) toro glabro differt.

Растение 10—25 см выс., с быстро отмирающими катафиллами. Пластинки прикорневых листьев едва 3-лопастные или цельные, почковидные, 3—5 см шир., с острыми или островатыми зубцами и очень широкой базальной выемкой. Сегменты стеблевых листьев цельнокрайные, линейные или ланцетно-линейные, 1.5—3 мм шир. Цветки 1—1.5 см в диам., с хорошо развитыми лепестками. Цветоложе и плодики голые.

Тип: «В окр. г. Воркута, левый берег р. Воркуты близ совх. Центральный, луговой склон, 17 VII 1967, № 57, Н. Цвелев» (LE).

От близкого вида *R. pseudomonophyllus* отличается голым цветоложем.

Принадлежит к немногим видам секции *Ranunculus*, у которых отсутствует один из основных признаков секции — опушение на плодиках. Кроме Большеземельской тундры, известен также с Южного о-ва Новой Земли, из низовий р. Печоры и с о-ва Колгуев.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Цвелев Н. Н. О роде Лютик (*Ranunculus* L., *Ranunculaceae*) в Восточной Европе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99. Вып. 5. С. 64—76.

Ericsson S. The microspecies of the *Ranunculus auricomus* complex treated at the species level // Ann. Bot. Fenn. 1992. Vol. 29. N 2. P. 123—158.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 12 I 1995

УДК 582.998 (574.3)

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 7

А. Н. Куприянов

НОВЫЕ ВИДЫ ПОЛЫНИ (*ARTEMISIA* SUBGEN. *ARTEMISIA*, *ASTERACEAE*) ИЗ ЦЕНТРАЛЬНОГО КАЗАХСТАНА

A. N. KUPRIYANOV. THE NEW SPECIES OF WORMWOOD (*ARTEMISIA* SUBGEN. *ARTEMISIA*, *ASTERACEAE*) FROM CENTRAL KAZAKHSTAN

Приведено описание 2 новых полыней из подрода *Artemisia*, собранных на территории Центрального Казахстана.

Artemisia radicans A. Kuprijanov sp. nov. — Planta perennis, 20—27 cm alta, dense pubescens pilis albis argenteis. Rhizoma tenue, repens, lignosum. Caules vegetativi 2—7 cm caespitem laxum, efficiunt, in nodis facile radicantes. Folia in-feriora caulina 2 cm longa, ad 1 cm lata, ovato-elongata pinnatisecta; partitiones inferiores folii simplices, superiores ternatae, brevistipitatae; folia caulium vegitativorum ternatisecta; lacinulae extremae 4—6 mm longae, 1 mm latae, dense argenteo-pubescentes; folia superiora caulina simplicia, linearia; cazathidia fere globosa 3—3.5 mm diam. in stipitibus, diametro calathidiorum aequalibus, nutantia, in pani-culam latam laxam collecta, ramulis lateralibus sub angulo acuto ab axi primario declinatis; involucri triseriati phylla externa linearia, herbosa, internalate elliptica, dense pubescentia pilis intricatis, margine late scariosa; torus dense pubescens; flores feminei corolla aliquantum dilatata, flores discoidei corolla tubulosa. Achenia feruginoso-brunnea, oblongo-voidea.

Typus: Respublica Kazachstania, regio Karagandensis, vallis fl. Talda, 49°42′ lat. bor. et 75°48′ long. orient., in viciniis pagi Burkutty, 23 VIII 1993, A. Kuprijanov (LE).

Affinitas. Ab *A. frigida* Willd. caulibus imbecillis elignescentibus, sat facile radicantibus, foliis caulinis lacinulis integris et ternatisectis (nec biternatisectis) involucri phyllis exterioribus viridibus subreclinatis differt. Ab *A. austriaca* Jack. calathidiis amplis globosis distinguitur.

Многолетнее растение, 20—27 см выс., густо опушенное белыми серебристыми волосками. Корневище тонкое, ползучее, деревянистое. Вегетативные побеги 2—7 см, легко укореняются в узлах, образуя рыхлую дернину.

Нижние стеблевые листья 2 см дл., до 1 см шир., яйцевидно-удлиненные, перисторассеченные; нижние доли листа простые, верхние тройчатые, короткочерешковые; листья вегетативных побегов тройчато рассеченные; конечные дольки 4—6 мм дл., 1 мм шир., густо серебристо опушенные; верхние стеблевые листья простые, линейные; корзинки почти шаровидные, 3—3.5 мм в диам., на ножках, по диаметру равных корзинкам, поникающие, собранные в широкую рыхлую метелку с боковыми веточками, под острым углом отклонёнными от главной оси; обертка трехрядная, наружные листочки обертки линейные, травянистые, внутренние широкоэллиптические, густо опушенные спутанными волосками с широким пленчатым краем; цветоложе густо опушенное; пестичные цветки с несколько расширенным венчиком, дисковые цветки с трубчатым венчиком. Семянки ржаво-коричневые, продолговато-яйцевидные.

Тип. Республика Казахстан, Карагандинская обл., долина р. Талды, 49°42′ с. ш., 75°48′ в. д., окр. пос. Буркутты, 23 VIII 1993, А. Куприянов (LE).

Паратипы (paratypi): In maunti Bajan-Aul, 29 VII 1843, N 167 A. Schrenk (LE; пришиты два растения, одно из которых *A. sericea* Web.); Irtysch bei Semipalatinsk, 27 VII 1843, A. Schrenk (LE); Семипалатинская губ., Семипалатинский уезд, Сeвероборское лесничество, заповедник Слу-Карагач, 28 VII 1917, В. Киотина (LE); Songaria, Karkaraly, 29 VIII 1843, A. Schrenk (LE); Семипалатинский уезд, степь между колодцами Пшекудук и оз. Калкаман, 11 VII 1899, Резниченко (LE); Павлодарская обл., в 1—2 км на северо-восток от разреза Богатырь, г. Экибастуз, VIII 1990, А. Горбунов; Павлодарская обл., в 30 км западнее г. Экибастуза, песчаная линза, 19 IX 1991, А. Куприянов.

Родство. От *A. frigida* Willd. отличается слабыми недревеснеющими побегами, достаточно легко укореняющимися; стеблевыми листьями с нижними цельными дольками, а последующими — тройчато рассеченными; наличием слегка отогнутых зеленых наружных листочков обвертки. От *A. austriaca* Jack. отличается крупными шаровидными корзинками.

Распространение. Прииртышье; от Семипалатинских ленточных боров до Экибастуза; Центральный Казахстан: Баян-Аул, Каркаралы. Встречается преимущественно в остепненных сообществах на легких песчаных почвах.

Artemisia filatovae A. Kuprijanov sp. nov.— Suffrutex, trunculi lignificati 0.35—0.50 cm diam. cortice griseo leviter dehiscente. Caules 40—47 cm longa, annotini vix lignificati, glabri, dilute virides, in sicco fuscescentes. Folia inferiora caulium fructiferorum obovata 2—2.5 cm longa, 1—1.2 cm lata simpliciter et bipinnatipartita. Partitiones inferiores integrae 5 mm longae, ad 1 mm latae, obtuse acutatae superiores in lacinias lanceolatas ad 2 mm latas, ternatipartitae, ob indumentum densum griseae; folia superiora caulina simpliciter pinnata.

Calathidia globosa, 4—5 mm diam. declinata, in paniculam latam foliosam haud densam collecta, ramulis lateralibus brevibus, oblique sarsum directis. Involucri triseriati: phylla externa ovato-triangulata, margine anguste scariosa; interna late ovata, margine late delute brunnea; copiose pubescentia. Flores marginales feminei anguste cyathiformes, discoidei late tubulosi; torus dense et longe pilosus.

Typus: Respublica Kazachstania, 51°40′ lat. bor. et 75°15′ long. orient., in viciniis opp. Ekibastuz, ad declivia monticulorum haud ardua, in ejectionibus e latibulis marmotarum, 19 XI 1991, A. Kuprijanov (LE).

Affinitas. Ab *A. obtusiloba* Ledeb. trunculis lignosis, calathidiis amplioribus, foliis majoribus laciniis latis differt. Ab *A. glabella* Kar. et. Kir. indumento opaco denso foliorum et calathidiorum distinguitur.

Полукустарник; одревесневшие стволики 0.35—0.50 см в диам., с серой, слегка растрескивающейся корой, побеги 40—47 см дл. Годичные побеги слабо одревесневающие, голые, светло-зеленые, буреющие после высыхания. Нижние листья плодущих побегов обратнояйцевидные, 2—2.5 см дл., 1—1.2 см шир., просто и дважды перистораздельные; нижние доли цельные, 5 мм дл., до 1 мм шир., тупо заостренные; верхние доли трижды разделены на ланцетные доли до

2 мм шир., серые от густого опушения; верхние стеблевые листья просто перистые.

Корзинки шаровидные, 4—5 мм в диам., отклоненные, собранные в широкую олиственную негустую метелку с короткими боковыми веточками, косо вверх направленными. Обертка трехрядная, наружные листочки яйцевидно-треугольные, с узкой пленчатой каймой, внутренние широкояйцевидные, с широкой светло-коричневой каймой; листочки обертки обильно опушены, краевые пестичные цветки узкобокаловидные, дисковые широкотрубчатые; цветоложе густо- и длинноволосистое.

Тип. Республика Казахстан, 51°40′ с. ш., 75°15′ в. д., окр. г. Экибастуза, пологие склоны сопок, выбросы из нор сурков, 19 IX 1991, А. Куприянов (LE).

Родство. От *A. obtusiloba* Ledeb. отличается деревянистыми стволиками, более крупными корзинками, более крупными листьями с широкими дольками. От *A. glabella* Kar. ex Kir. отличается тусклым сильным опушением листьев и корзинок.

Вид назван в честь монографа рода *Artemisia* Н. С. Филатовой.

Алтайский государственный
университет
Барнаул

Получено 6 IV 1994

УДК 582.842.2 (-924/-925)

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 7

В. В. Никитин

КРИТИЧЕСКИЕ ЗАМЕТКИ ПО ТАКСОНОМИИ И НОМЕНКЛАТУРЕ НЕКОТОРЫХ ЕВРОПЕЙСКИХ ВИДОВ СЕКЦИИ *TRIGNOCARPEA* РОДА *VIOLA* (*VIOLACEAE*)

V. V. NIKITIN. CRITICAL NOTES ON TAXONOMY AND NOMENCLATURE OF SOME EUROPEAN SPECIES OF THE SECTION *TRIGNOCARPEA* OF THE GENUS *VIOLA* (*VIOLACEAE*)

Рассмотрены таксономия и номенклатура критических групп рода *Viola*. Приведены дополнительные доводы в пользу того, что название *V. montana* L. следует употреблять в исходном, авторском смысле, а название *V. elatior* Fries незаконно. Показано, что применение названия *V. ruppii* All. вместо *V. montana* auct. сомнительно, и для этой цели предложено употреблять название *V. nemoralis* Kütz. Установлено, что в авторском понимании название *V.* × *litoralis* Sprengel относилось к таксону фиалок из родства *V. canina*, а не к виду подрода *Melanium;* восстановлена прежняя трактовка этого названия, а вместо *V. littoralis* auct., non Spreng. предложено использовать наиболее ранний синоним — *V. sabulosa* (DC.) Boreau. Обсуждается таксономия видов родства *V. canina*; внутри этой группы признано существование двух видов — *V. canina* s. str. и *V. nemoralis*, а также фертильного гибрида между ними *V.* × *litoralis*. Обсуждаются проблема вида у фиалок и различия между видом и гибридом. Проведена лектотипификация названий *V. montana*, *V. nemoralis*, *V.* × *litoralis*, *V. canina* и *V. sabulosa*.

Род *Viola* L. — сложная в таксономическом отношении группа цветковых растений, исследованиям которой в последнее время, к сожалению, уделяется не слишком много внимания. Это в равной мере справедливо как для фиалок в целом, так и для европейских представителей рода. Последние серьезные обобщающие сводки по систематике группы (Kupffer, 1903a,b, 1909; Becker, 1909, 1910, 1916, 1917, 1918, 1923, 1925; Клоков, 1949; Юзепчук, 1949) были опубликованы очень давно, и с тех пор род не подвергался основательной таксономической ревизии.

На протяжении ряда лет автор данной статьи проводил исследования по систематике рода *Viola* флоры Восточной Европы и Кавказа, а также по оценке систематического значения и диагностической ценности анатомических, палинологических и карпологических признаков. Детальное изложение результатов этой работы, как мы надеемся, будет опубликовано в самое ближайшее время. В этой статье мы затронем лишь некоторые спорные вопросы систематики рода, не так давно поднимавшиеся в таксономической (Kirschner, Skalicky, 1989; Цвелев, 1991; Еленевский, Купатадзе, 1992) или флористической (Valentine et al., 1968; Тихомиров, 1987; Губанов и др., 1992) литературе. С некоторыми положениями, выдвигаемыми их авторами, мы никак не можем согласиться. Поэтому требуется рассмотреть их более тщательно, чем принято в традиционных таксономических ревизиях.

1. Еще раз о названии *Viola montana* L.

Подробное обоснование причин изменения традиционного употребления названия *V. montana* было дано нами ранее (Никитин, 1988). Суть проблемы вкратце состоит в следующем. Название *V. montana* auct. традиционно употребляется для таксона фиалок, близкородственного *V. canina* L. s. str. В своей работе мы показали, что К. Линней (Linne, 1753) употреблял название *V. montana* для совершенно иного вида, который современные авторы знают под названием *V. elatior* Fries. Основанием для нашего утверждения послужили гербарные образцы и протолог Линнея, описания и рисунки, приводящиеся в работах долиннеевских авторов, на которые ссылался Линней (Linne, 1753), и определения гербарных образцов, сделанные разными ботаниками XVIII—начала XIX в. В них название *V. montana* L. указывалось на образцах, позднее переопределявшихся различными авторами как *V. elatior*. Поэтому мы предложили восстановить употребление прежнего названия *V. montana* L., а название *V. elatior* отнести к его синонимам. Там же было отмечено, что во втором издании «Flora Suecica» Линней (Linne, 1755) внес в диагноз *V. montana* изменения, которые были истолкованы последующими исследователями (Hornemann, 1808; Wahlenberg, 1812, 1826; Reichenbach, 1825; Fries, 1828, и др.) так, как это принято в настоящее время.

Тем не менее появившиеся в печати отклики свидетельствуют о том, что приведенные аргументы (Никитин, 1988) оказались убедительными не для всех. Так, хотя J. Kirschner и V. Skalicky (1989 : 318) и согласились с нами в том, что название *V. montana* в понимании Линнея относилось лишь к таксону, ныне обычно именуемому *V. elatior* Fries, им показалось неудобным изменять смысл, вкладываемый в название *V. montana*, и они предложили вообще отказаться от употребления этого названия: «However, since the 1820's, this name has been only very rarely and exceptionally used for *V. elatior*. ... In our opinion, this fact qualifies the name *V. montana* L. to be listed among the nomina specifica rejicienda». Вряд ли, однако, подобную мотивировку можно считать достаточной для того, чтобы отвергнуть линнеевское название, особенно если учесть тот факт, что название *V. elatior*, как показано далее, было обнародовано с нарушением правил современной ботанической номенклатуры.

А. Г. Еленевский и Г. А. Купатадзе (1992) сосредоточили свое внимание на диагнозе *V. montana* из второго издания «Flora Suecica» (Linne, 1755), и особенно на том, что в этом диагнозе отмечено наличие у *V. montana* клейстогамных цветков. По мнению авторов, наличие клейстогамных цветков — отличительный признак видов группы *V. canina* L., к которой относится и *V. montana* auct., тогда как «у *V. elatior* не отмечались клейстогамные цветки. ... Принимая во внимание детальность диагноза Линнея и подчеркивание им наличия клейстогамных цветков, можно думать, что Линней ... соединил в один вид длинноприлистниковую фиалку типа *V. elatior* и *V. montana* в смысле Reichenbach и Becker...» (Еленевский, Купатадзе, 1992 : 78—79).

Сам по себе этот тезис неверен: судя по просмотренным нами гербарным образцам (LE), клейстогамные цветки у *V. montana* L. (=*V. elatior*) встречаются, хотя и не столь часто, как в группе *V. canina*. Кроме того, согласно правилам ботанической номенклатуры, дополнительная информация, содержащаяся во «Flora Suecica» (Linne, 1755), опубликованной на 2 года позже «Species plantarum» (Linne, 1753), не может рассматриваться как элемент протолога или использоваться для типификации названия.

Для подтверждения своей точки зрения и в дополнение к тому, что было сказано ранее (Никитин, 1988), обратим внимание читателя на еще один, более общий момент. Известно, что линнеевская трактовка вида была весьма широкой, и бóльшая часть его видов была впоследствии разбита на ряд более мелких групп (Stearn, 1957). Как правило, и «линнеевский вид» включал в себя более или менее габитуально сходные растения, относимые современными авторами к различным видам, секциям, а иногда и родам.

По роду *Viola* L. также имеется ряд примеров, подтверждающих то, что вид у Линнея состоял из ряда весьма разнородных элементов. Так, например, судя по гербарным образцам (LINN, P), можно с большой долей уверенности утверждать, что в *V. palustris* L. входил хорошо от нее отличающийся *V. epipsila* Ledeb., а линнеевский *V. canina* включал в себя и достаточно резко отличающиеся от него *V. rupestris* F. W. Schmidt, *V. riviniana* Reichenb. и *V. reichenbachiana* Jord. Эти растения различаются по многим признакам и вряд ли могут быть объединены в один вид или перепутаны кем-нибудь из современных ботаников.

Поэтому представляется маловероятным то, что Линней мог бы отнести к разным видам *V. canina* L. и *V. montana* auct., которые настолько близки и трудноразличимы, что об их статусе до сих пор идут споры среди флористов и систематиков (ср.: Юзепчук, 1949; Сергиевская, 1964; Штамм, 1966; Valentine et al., 1968; Цвелев, 1980; Тихомиров, 1987; Губанов и др., 1992). В то же время различия между *V. canina* L. s. l. и *V. montana* L. (= *V. eliator* Fries) гораздо более существенны. Последний вид — самый крупный среди европейских представителей рода. Это мощные растения, достигающие 50—70 см выс., с толстыми, жесткими стеблями до 5—6 мм в диам., крупными крупнозубчатыми прилистниками, 6—10 см дл., и большими цветками, около 3 см в диам. Учитывая такие различия, легко объяснить то, что *V. canina* и *V. montana* рассматривались Линнеем как отдельные виды, в то время как выделение им *V. montana* в качестве самостоятельного вида в том смысле, который вкладывают в него современные авторы, представляется совершенно неправдоподобным.

Помимо этого к *V. canina* L., судя по трем верхним растениям образца 1052.12, хранящегося в гербарии Линнея в Лондоне (LINN), Линней причислял и формы, которые современные авторы могли бы определить как промежуточные между *V. canina* s. str. (= *V. ericetorum* Schrader, = *V. canina* L. subsp. *canina*) и *V. montana* auct. (= *V. canina* L. subsp. *montana* (L.) Hartm.).[1] Это, на наш взгляд, является еще одним подтверждением того, что *V. montana* auct. включался Линнеем в *V. canina* L., а под названием *V. montana* L. описывались совершенно другие растения.

В качестве лектотипа названия *Viola montana* L. мы предлагаем принять образец «1052 : 13 *Viola* 10/*montana*», хранящийся в линнеевском гербарии в Лондоне (LINN — photo!), рисунок которого приводился в нашей предыдущей работе (Никитин, 1988 : 1538).

2. Законно ли название *Viola elatior* Fries?

Ранее (Никитин, 1988) мы уже отмечали, что название *V. elatior* незаконно, так как в его синонимике E. Fries (1828) приводит приоритетное и действительно обнародованное название *V. montana* L. Однако Kirschner и Skalicky (1989) считают, что название *V. elatior* является легитимным, так как Fries (1828) цитирует *V. montana* и в другом месте своей работы. Следовательно, название *V. montana*, как рассуждают они далее, в синонимике *V. elatior* рассматривается pro parte. Тот же факт, что в разных частях своей работы Fries (1828) ссылается на разные описания Линнея, по мнению Kirschner и Skalicky (1989 : 318), не имеет никакого значения, так как в цитированных Fries работах Линней ссылается на один и тот же тип: «Nomenclaturally, it is not important that Fries quotes *V. montana* from different Linnean works, because all the quoted works refer to the same type».

---

[1] Мы определяем их как *V.* × *litoralis* Spreng. (non. *V. littoralis* auct. — см. далее).

Это утверждение не соответствует действительности, в чем можно легко убедиться, если внимательно изучить протолог *V. montana* в «Species plantarum» (Linne, 1753, 1762) и во «Flora Suecica» (Linne, 1755), а также ссылки в работе Fries (1828). Однако эти издания являются библиографической редкостью и труднодоступны для большинства исследователей. Поэтому мы позволим себе детально рассмотреть интересующие нас моменты, сопроводив обсуждение подробными ссылками на упомянутые работы.

Fries (1828) цитирует название *V. montana* дважды — в синонимике *V. canina* var. *montana* (с. 273) и в синонимике *V. elatior* (с. 277).

Первая ссылка выглядит следующим образом:

«[271. VIOLA canina, ...]
γ. *montana*, erecta, foliis cordato-oblongis, sti-
pulis latioribus subherbaceis extrorsum den-
tatis, floribus amplis coeruleis. *Horn! nomen-
cl. — Fl. Dan. t.* 1329!
V. montana. *Linn. Suec. n* 967 ex loco. *Wahl.!
Lapp. n.* 399. *Suec. n.* 967. *Reich. l. c. f.*
207».

Примечание. Курсив и границы строк даны по первоисточнику.

Ссылка при описании *V. elatior* Fries (1828) такова:

«274. VIOLA *elatior*, pubescens, caulibus erectis tri-
quetris, foliis cordato-lanceolatis, serratis, stipu-
lis foliaceis extus incisis petiolum alatum su-
perantibus, apendic. calyc. calcar aequntibus.
V. elatior. *Clus. pann. p.* 356. *Hist. III. p.* 309.
Fries Mscr. 1818. *Link. en. H. Ber.* p. 241.
V. arborescens. *Mathiol. & Vet. plurr.*
V. assurgens. *Dod. pempt. p.* 158. *ic. bon.*
V. erecta &c. *Hort. Eyst. Ord. Vern. V. t.* 5.
f. 3 &c. — *Joh. Bauh. Hist.* 3. *p.* 547. *Moris.
V. t.* 7. *f.* 7.
V. martia arbor. *C. B. p. — Gar. Aix.* t. 99.
V. surrecta &c. *Raji Hist. p.* 1052 &c.
V. fl. coer. longif. *Riv. pent. t.* 119!
V. n. 10. *Hall. en. p.* 503! — *Goett. p.* 231.
Stirp. Helv. n. 567 optime! & rel. syn.
V. montana Linn. *Spec.* 2. *p.* 1325. ex herb. &
syn., speciatim Royen.! *Dec. Prodr. I. p.* 209. *α*!
β! —Omniumque antiquior. speciatim Roth. Germ.
2. p. 270 !! minim. ejus *V. persicaef.*
V. stricta. *Hort. Hafn. p.* 458 ad viva spec.
V. stipularis *Fr. Hall. p.* 47. *Hartm.! Scand.*
V. persicaefolia *Hortulan.! Reich. ic. I. p.* 87 excl.
syn. persicaef. *Wahl. Suec. n.* 964. *Mert.! &
Koch l. c. p.* 268. *Host. Austr. I. p.* 282 (cfr.
Clus.)».

Примечание. Курсив и границы строк даны по первоисточнику.

Таким образом, в первом случае дается ссылка на второе издание «Flora Suecica» (Linne, 1755), причем со специальной пометкой «ex loco», а во втором — на второе издание «Species platarum» (Linne, 1762) с пометкой «ex herb. et syn.».

Теперь более подробно сравним между собой линнеевские описания.

Протолог вида во втором издании «Species plantarum» (Linne, 1762 : 1325) выглядит следующим образом.

«11. VIOLA caulibus erectis, foliis cordatis oblongis. *Fl. suec. 2. n. 787.* montana
Viola foliis ovato-lanceolatis, caule erecto, stipulis dentatis. *Roy. lugdb. 430. Dalib. Paris, 269.*
Viola martia arborescens purpurea. *Bauh. pin. 199.*
Viola erecta, flore caeruleo & albo. *Moris. hist. 2. p. 475. s. 5. t. 7. f. 7.*
Viola arborescens. *Cam. epit. 911.*
Habitat in Alpibus Lapponiae, Austriae, Baldo. ♃».

Примечание. Курсив и границы строк даны по первоисточнику.

Он практически идентичен приводящемуся далее протологу вида в первом издании «Species plantarum» (Linne, 1753 : 935), т. е. в работе, наиболее важной из-за своего приоритета, и отличается от него лишь наличием ссылки на второе издание «Flora Suecica».[2]

«10. VIOLA caulibus erectis, foliis cordatis oblongis, montana
Viola foliis ovato-lanceolatis, caule erecto, stipulis dentatis. *Roy. lugdb. 430. Dalib. Paris. 269.*
Viola martia arborescens purpurea. *Bauh. pin. 199.*
Viola erecta, flore caeruleo & albo. *Moris. hist. 2. p. 475. s. 5. t. 7. f. 7.*
Viola arborescens. *Cam. epit. 911.*
Habitat in Alpibus Lapponiae, Austriae, Baldo. ♃».

Протолог вида во втором издании «Flora Suecica» принципиально отличается (Linne, 1755 : 305):

«787. VIOLA (montana) caulibus erectis, foliis cordatis oblongis. *Spec. plant. 935.*
Viola foliis ovato-lanceolatis, caule erecto, stipulis dentatis. *Roy. lugdb. 430.*
Viola martia arborescens purpurea. *Bauh. pin. 199.*
Viola arborescens. *Cam. epit. 911.*
Habitat in Lapponia *juxta alpes.* ♃.
Flores qui vere prodeunt corolla instruuntur, que vero aestate progignuntur, corolla destituuntur, tamen fertiles.
Radix *perennis copiosissima.* Caules *erecti.* Stipulae *extrorsum dentato-serratae.* Folia *serraturis utrinque* 13. Bracteae 2, *lineares, integerrimae*».

Примечание. Курсив и границы строк даны по первоисточнику.

Как известно и как следует из приведенного выше, линнеевские описания состоят из трех элементов: 1) видового эпитета; 2) ссылок на работы долиннеевских авторов; 3) типового местонахождения («locus classicus»). С названием все в порядке — всюду *V. montana.* Со ссылками дело обстоит хуже: во втором издании «Flora Suecica» отсутствуют ссылки на R. Morison (1680) и T. Dalibard (1749), имеющиеся в обоих изданиях «Species plantarum» (Linne, 1753, 1762), еще хуже — с «locus classicus»: здесь различия принципиальны. Если же учесть, что Fries (1828) указал «ex loco» при цитации *V. montana* L. Fl. Suec., тогда как в синонимике *V. elatior* приводится *V. montana* L. Sp. pl. ex herb. et syn. [он наверняка знал, что настоящий, типичный *V. montana* L. (=*V. elatior*) не встречается в «субальпийском» поясе в Лапландии], а во «Flora Suecica» после ссылок в виде примечания добавлен еще один элемент протолога — набранное курсивом описание, в котором даются признаки *V. montana*, отсутствующие в протологе вида в «Species plantarum», то легко понять, что Fries (1828) считал принципиально различными мнения Линнея о *V. montana* в «Species plantarum» и во «Flora Suecica». Тот же вывод, как, впрочем, мы уже писали (Никитин, 1988), совершенно недвусмысленно следует из пространного примечания, данного Fries (1828) на с. 279 (Obs. 2). Поэтому цитация Fries *V. montana* L. Sp. pl. в синонимике *V. elatior* делает последнее название поздним синонимом *V. montana* L. Рассуждения Kirschner и Skalicky (1989 : 318) о том, что в цитированных Fries (1828) работах Линнея даны ссылки на один и тот же тип, не соответствуют действительности.

---

[2] То, что Fries (1828) ссылается на второе, а не на первое издание «Species plantarum», объясняется тем, что в начале XIX в. номенклатурный принцип приоритета еще не был выработан и очень многие ботаники ссылались на более поздние и, следовательно, с их точки зрения, более детально проработанные издания важнейших монографий (Кирпичников, личное сообщение). Так как в данном случае протологи *V. montana* (Linne, 1753, 1762) идентичны, это обстоятельство не имеет большого значения.

Как мы уже писали (Никитин, 1988), наиболее важной причиной, побудившей Fries (1828) и других ботаников к началу XX в. начать употреблять для линнеевского *V. montana* другие названия, наиболее распространенным из которых было *V. elatior* Fries, и практически полностью отказаться от первоначального употребления названия *V. montana*, явилось указание — «alpibus Lapponiae» (Linne, 1753, 1762) и «in Lapponia juxta alpes» (Linne, 1755) в качестве «locus classicus» этого названия. *V. montana* не встречается в Лапландии и не указывалась ни во «Flora Lapponica» (Linne, 1737), ни в первом издании «Flora Suecica» (Linne, 1745). Не приводят его для этого района монограф рода W. Becker (1910, 1917) и авторы современных флористических обработок (Valentine et al., 1968; Hulten, 1971; Lempiainen, 1984).

Мы также писали (Никитин, 1988), что A. Wilmott (1916) показал, что ошибка, допущенная Линнеем, основана на этикетке гербарного образца, собранного его учеником D. Solander: «*Viola montana* L. ... Alpes Lapponiae Solander», хранящегося в гербарии J. Banks в Британском музее. Wilmott отметил чрезвычайное сходство этого образца с образцом из Гербария LINN: создавалось впечатление, что оба листа — части одного сбора. Как этот образец попал к Solander, остается только догадываться. На наш взгляд, наиболее вероятное объяснение этого — случайная ошибка, произошедшая при его этикетировке.

Обратим внимание читателя и на то, что название, данное Fries (1828), не может быть признано законным и по другой очень важной причине. Как видно из приведенной выше цитаты, помимо названия *V. montana* L. 1762, Sp. pl. ed. 2 : 1325 при описании *V. elatior* цитируются и другие названия — *V. martia folio oblongo* Ray, *V. stricta* Hornem., *V. stipularis* Fries, *V. persicifolia* Reichenb. и т. д. Бóльшая часть из них по тем или иным причинам (как неприоритетные, недействительно обнародованные или неправильные по форме) не может быть признана. Однако два — *V. stipulacea* Hartm., 1820 и *V. elatior* Link, 1821 — являются приоритетными и действительно обнародованными и не могут быть отвергнуты по каким-либо причинам. Следовательно, если кто-то все еще не согласен с необходимостью вернуться к прежней трактовке названия *V. montana*, ему все-таки придется отказаться от употребления названия *V. elatior* Fries и использовать вместо него приоритетное название *V. stipulacea* Hartm. Название же *V. elatior* с автором Link, 1821, а не Fries, 1828 должно быть отнесено к его синонимам.

3. О названии *Viola ruppii* All.

В работе 1988 г. мы вслед за V. Borbas (1890) и A. Wilmott (1916) использовали вместо названия *V. montana* auct. название *V. ruppii* All. 1785, Fl. Pedem. 2 : 99, et 3 : tab. 26, fig. 6, несмотря на то что рисунок и описание во «Flora Pedemontana» не позволяли уверенно отнести *V. ruppii* к *V. montana* auct. Уже после выхода статьи мы получили из Турина (TO), где хранится гербарий, на котором основывался C. Allioni при подготовке «Flora Pedemontana», ксерокопии трех аутентичных образцов *V. ruppii*. Эти растения не соответствуют *V. montana* auct. и могут быть определены лишь как *V. canina* L. или, возможно, как *V.* × *semeyana* Borb. (= *V. canina* × *pumila*). Однако выяснилось (Dandy, 1970), что название *V. ruppii* было впервые обнародовано Allioni не в 1785 г., как это считали авторы всех известных нам флористико-таксономических работ, а на 9—12 лет раньше в Auct. Syn. 32 (1773) и Misc. Taur. 5 : 84 (1774—76) путем ссылки на *Viola caule erecto, multifloro, foliis ovato-lanceolatis, serratis* Haller, 1768, Hist. Stirp. Helv. 1 : 241, n. 562. Следовательно, название *V. ruppii* должно типифицироваться на материале A. Haller, а не C. Allioni. Haller не дает рисунков своих растений, а описание не позволяет однозначно отнести их к *V. montana* auct. Поэтому, если бы среди аутентиков Haller удалось найти подходящий образец, можно было бы использовать название *V. ruppii* вместо *V. montana* auct.

Мы неоднократно направляли запросы на фотокопию образца *Viola caule erecto, multifloro, foliis ovato-lanceolatis, serratis* в Музей естественной истории в Париже, где хранится гербарий A. Haller, и лично обращались с подобной просьбой к работающему там P. P. Lowry II, приезжавшему в Санкт-Петербург в декабре 1993 г., однако никакого ответа не получили. И лишь недавно студент кафедры высших растений Московского государственного университета Д. Д. Соколов, посетивший Музей естественной истории в Париже и просмотревший по нашей просьбе гербарий Haller, сообщил, что не обнаружил там ни одного образца фиалки с названием, аналогичным приведенному выше или хотя бы похожим на него.

Поэтому мы считаем название *V. ruppii* All. nomen ambiguum и используем для этого таксона более позднее, но бесспорное в смысле систематической принадлежности его лектотипа название *V. nemoralis* Kütz. Хороший рисунок *V. nemoralis*, принятый нами за лектотип названия вида (см. рисунок), и подробное описание, данное F. Kützing (1832), не оставляют никаких сомнений в том, что *V. nemoralis* соответствует *V. montana* auct. Того же мнения придерживались W. Becker (1902, 1910) и K. Kupffer (1909), приводившие *V. nemoralis* в синонимике *V. montana* auct.

4. Что такое *Viola* × *litoralis* Spreng. и *Viola littoralis* auct., non Spreng. ?

Название *V.* × *litoralis* было впервые действительно обнародовано C. Sprengel (1818) для обозначения вида фиалок, промежуточного по признакам между *V. canina* L. и *V. montana* auct. (= *V. nemoralis*, см. выше) и рассматриваемого нами как гибридогенный таксон *V. canina* × *nemoralis*. Такой вывод однозначно следует из протолога вида: «Viola caule ramoso, ramis patentibus, stipulis ciliato serratis, foliis cordato-ovatis, floribus serioribus apetalis. Habitat ad oras maris baltici prope Warnemünde. Florke. Media inter *V. montanam* et *caninam*» (Sprengel, 1818 : 43).

Традиционно же название *V.* × littoralis auct. non *V.* × *litoralis* Spreng. употребляется во флористических работах и монографиях рода *Viola* для обозначения вида фиалок из подрода *Melanium* (Ging.) Peterm., для которого мы предлагаем использовать название *V. sabulosa* (DC.) Boreau.

Нам не вполне понятны причины столь существенного искажения смысла названия *V.* × *litoralis*. Некоторую ясность в происхождение этой ошибки вносит

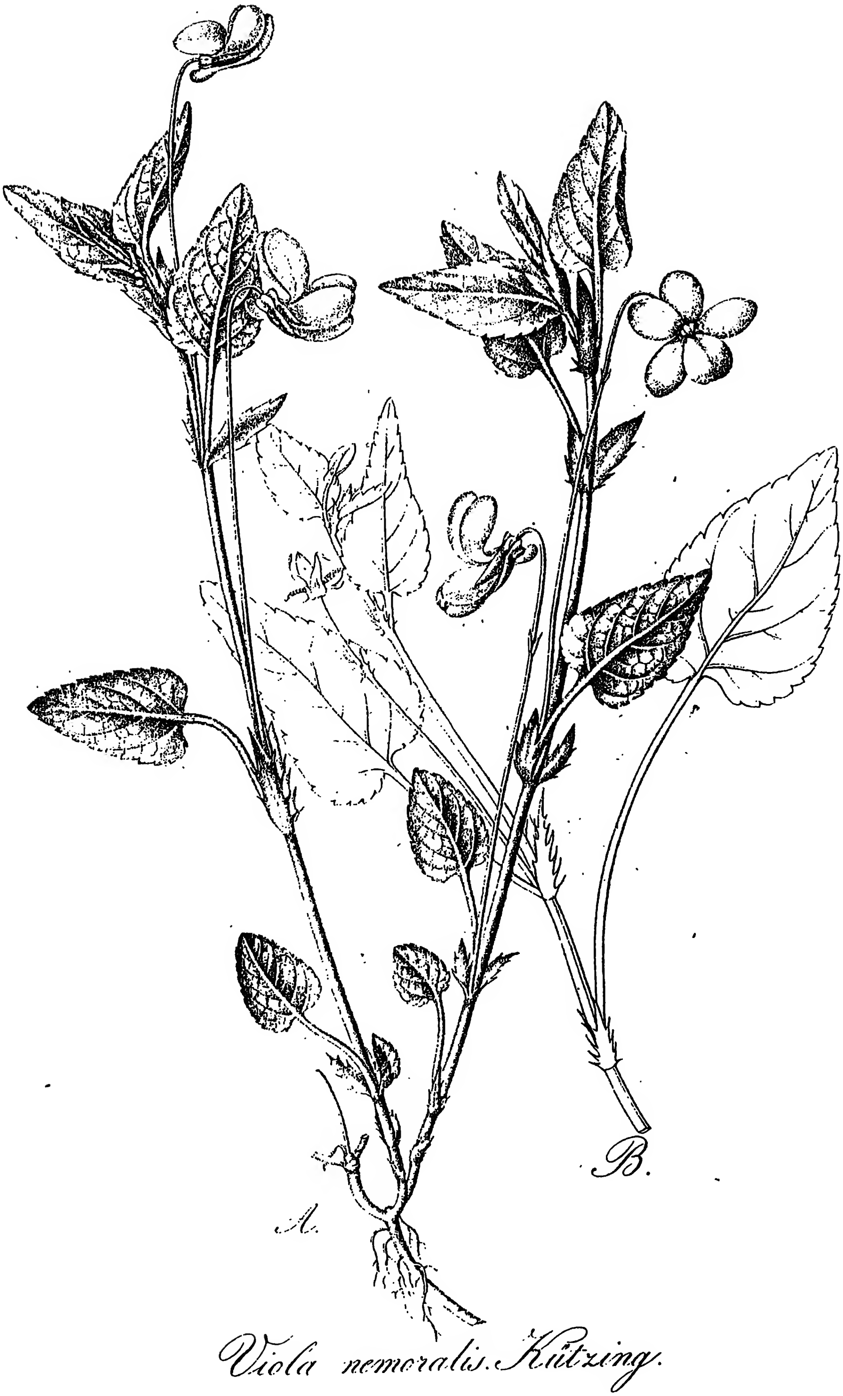


Рисунок из работы F. Kützing (1832), принятый нами за лектотип названия *V. nemoralis* Kütz.

E. Forster (1834), указавший, что W. Curtis (1746—1799 гг.) выращивал в ботаническом саду фиалку из подрода *Melanium*, растущую на приморских песках в Великобритании, и называл ее *V. littoralis* Curtis, in cultivatione. Это название, по-видимому, не было действительно обнародовано при жизни Curtis. Во всяком случае нам не удалось найти *V. littoralis* Curtis ни в «Index Kewensis», ни в имевшихся в нашем распоряжении работах Curtis «Flora Londinensis» и «Botanical Magazine». Такое описание не было известно и Forster (1834), впервые описавшему этот вид и предложившему для него название *V. curtisii* Forster (= *V. littoralis* Curtis, in herb., unpubl. Typus: in K !), так как название *V.* ×*litoralis* к тому времени уже было действительно обнародовано (Sprengel, 1818).

Таким образом, вероятная причина изменения употребления названия *V.* × *litoralis* может заключаться в ошибочной синонимизации кем-то из ботаников названий, данных Curtis и Sprengel различным таксонам фиалок.

Следует также учитывать, что *V. curtisii* Forster (= *V. littoralis* Curtis) не соответствует распространенному по морским побережьям Балтийского моря виду, известному современным европейским ботаникам под названием *V. littoralis* auct., хотя некоторые авторы склонны объединять их в сборную, на наш взгляд, группу. Так, во «Flore de la Belgique...» (1967) *V. sabulosa* рассматривается как часть *V. curtisii*, а D. Valentine с соавт. (1968) включают *V. sabulosa* (sub. nom. *V. litoralis*) в *V. tricolor* L. subsp. *curtisii* (Forster) Syme. В ходе специально предпринятого исследования типовых образцов *V. curtisii* (BM!) и *V. sabulosa* (P-DC — photo!), их описаний и гербарных материалов по этим видам (BM, P, LE, BR) мы пришли к выводу, что *V. curtisii* и *V. subulosa* — два четко различающихся, хотя и довольно близкородственных вида подрода *Melanium*, встречающихся на приморских песках.

V. curtisii имеет чисто желтые цветки, округлые нижние, округлые или овальные средние и продолговатые или овальные верхние листовые пластинки и встречается лишь на Британских островах и на северо-западе Франции.

Цветки *V. sabulosa* сине-фиолетовые. Нижние листовые пластинки овальные, редко округлые, средние продолговатые, верхние линейно-ланцетные. Эта фиалка распространена в более восточных районах — на северном и западном побережьях Франции, на южном и восточном побережьях Англии, по берегам Балтики и Ладожского озера.

Этот вид описан по гербарным материалам с морских побережий Бельгии и Франции («...in arenosis maritimis Belgii et Galiae»), а в качестве его лектотипа мы предлагаем принять образец «*Viola tricolor* ... 77 fleurs violettis ... Dunas. *Viola tricolor sabulosa* DC.», хранящийся в гербарии Де Кандоля в Музее естественной истории в Париже (P-DC — photo!).

В Великобритании и на северо-западе Франции встречаются также растения, занимающие промежуточное положение между этими двумя видами и описанные под названием *V. pesneaui* (G. N. Lloyd et Foucad) Baker. Они, по-видимому, имеют гибридное происхождение.

5. Сколько видов в группе *Viola canina* ?

Определение фиалок группы *V. canina* всегда представляло существенные трудности для систематиков и флористов.

Разные авторы включали в нее один, два или три таксона. Например, С. В. Юзепчук (1949), Е. В. Сергиевская (1964, 1976, 1981) и Н. Н. Цвелев (1980) признают *V. canina* L. и *V. montana* auct.; В. А. Штамм (1966), В. Н. Тихомиров (1987), И. А. Губанов с соавт. (1992) объединяют их в один вид — *V. canina* s. l.; D. Valentine с соавт. (1968) выделяют *V. canina* L. subsp. *canina*, *V. canina* subsp. *montana* (L.) Hartm. и *V. canina* subsp. *schultzii* (Billot) Kirschleger; Л. В. Табака с соавт. (1988) указывают *V. canina*, *V. canina* var. *ericetorum*

(Schrader) Reichenb. и *V. montana* auct.; А. Г. Еленевский и Г. А. Купатадзе (1992) выделяют *V. canina*, *V. ericetorum* Schrader ex Hayne и *V. montana* auct.

Попытаемся разобраться в различиях между этими таксонами. Крайние формы диагностируются очень хорошо. Одна из них, известная под названиями *V. canina* L. s. str. или *V. ericetorum* Schrader, образует куртинки из многочисленных невысоких (8—15 см) стеблей и имеет небольшие (1.5—2 см дл. и 1—1.5 см шир.) яйцевидные, неглубокосердцевидные в основании листовые пластинки. Для второй, называемой *V. montana* auct., *V. nemoralis* Kütz. или *V. ruppii* (см. выше), характерны одиночные или немногочисленные, относительно высокие (20—30 см) стебли и крупные (3—4 см дл. и 2—3 см шир.) глубокосердцевидные в основании листовые пластинки. Первая форма произрастает на открытых травянистых местах, горных склонах, в светлых (особенно сосновых) лесах, на верещатниках, по опушкам. Вторая предпочитает более затененные и евтрофные местообитания — тенистые широколиственные или смешанные леса, субори, заросли кустарников. Ареалы обеих форм примерно совпадают. Наряду с типичными мелколистным и многостебельным *V. canina*, крупнолистным и малостебельным *V. nemoralis* в промежуточных по экологии местообитаниях на всем протяжении ареала встречаются промежуточные по морфологии растения. Они совершенно фертильны и весьма полиморфны: переход от типичного *V. canina* к типичному *V. nemoralis* осуществляется необычайно плавно и постепенно, при полном морфологическом континууме и отсутствии какого-либо гиатуса между таксонами.

Еленевский и Купатадзе (1992) в своей недавно вышедшей работе, специально посвященной таксономии фиалок группы *V. canina*, утверждают, однако, что такой гиатус имеется. Они признали внутри группы три вида: крайние формы названы ими *V. ericetorum* (мелколистная) и *V. montana* (крупнолистная), а промежуточная — *V. canina*. Они привели длинный список признаков, по которым, на их взгляд, можно различать эти виды, уделив особое внимание таким признакам, как форма, характер края и жилкования листовых пластинок «хазмогамной зоны», форма чашелистиков и шпорца. Кроме того, они отметили, что «все три вида произрастают на территории Европы симпатрично, но [они] при этом практически не гибридизируют» (Еленевский, Купатадзе, 1992 : 74).

Однако ни наши многолетние наблюдения за фиалками группы *V. canina* в природе, ни специально предпринятый анализ гербарных образцов (LE) по признакам, предложенным к обсуждению Еленевским и Купатадзе (1992), не позволили нам сколь-нибудь четко отграничить промежуточные по признакам растения от крайних форм — *V. canina* и *V. nemoralis*.

На наш взгляд, в решении этой проблемы принципиально возможны лишь две точки зрения: 1) признание лишь одного необычайно полиморфного вида — *V. canina* L. s. l.; 2) признание существования двух видов — *V. canina* s. str., *V. nemoralis* — и фертильного гибрида между ними *V.* × *litoralis*. Вторая точка зрения кажется нам более предпочтительной: не поднимается рука объединять в один вид столь резко различающиеся группы, как крайние формы *V. canina* s. str. и *V. nemoralis*.

Лектотип названия *V. nemoralis* был предложен выше (см. рисунок). В качестве лектотипа названия *V.* × *litoralis* можно принять описание вида в работе Sprengel (1818 : 43): «Viola caule ramoso, ramis patentibus, stipulis ciliato serratus, foliis cordato-ovatis, floribus serioribus apetalis. ... Media inter *V. montanam* et *caninam*». А лектотип названия *V. canina* выбран нами из хранящегося в Музее естественной истории в Париже гербария Линнея ко «Flora Lapponica»: «277 Viola foliis cordatis oblongis, pedunculis fere radicatis Fl. Lapp. p. [2] 26» (P — photo!).

Основная ошибка, допущенная Еленевским и Купатадзе (1992), на наш взгляд, состоит в недооценке распространения явления гибридизации у фиалок и неясности подхода к разграничению видов и гибридов и установлению различий между ними. Фертильность растений, занимающих по морфологическим признакам промежуточное положение между *V. canina* s. str. (= *V. ericetorum* sensu Elenevsky et Kupatadze) и *V. nemoralis* (= *V. montana* sensu Elenevsky et Kupatadze), позволила этим авторам постулировать отсутствие гибридизации в этой группе.

Мы предполагаем более полно изложить свои взгляды на проблему гибридизации у фиалок в отдельной статье, а здесь лишь кратко затронем наиболее важные отправные моменты в оценке изменчивости таксонов родства *V. canina*.

Мы исходим из того, что гибридизация представляет собой обычное явление в различных группах рода *Viola* L., произрастающих в равнинных районах Восточной Европы. Гибриды могут иметь самую различную степень фертильности и жизнеспособности — от бесплодных, или производящих в F_1 не способные к прорастанию семена, до совершенно фертильных гибридогенных видов, благодаря чему различия между видом и гибридом в значительной степени дезавуируются.

Вид понимается как морфологически, физиологически, генетически и экологически обособленное множество особей, связанное отношениями преемственности и родства, характеризующееся единством генотипа и интегрируемое естественным отбором, имеющее свой ареал и собственный длительный путь исторического эволюционного развития.

Гибрид же рассматривается как некоторое случайное, промежуточное образование (множество особей), возникшее при случайном нарушении барьеров стерильности между двумя обособленными видами. Фертильный гибрид отличается от «чистого» вида лишь тем, что он не имеет своего собственного длительного пути самостоятельного эволюционного развития, возник в относительно недавнее время и находится в тесной генетической связи со своими родителями и в зависимости от них. В случае широкого распространения фертильный гибрид обычно занимает промежуточные экологические ниши, появляющиеся в результате быстрых антропогенных, геоморфологических или климатических изменений.

Случай с *V. canina* и *V. nemoralis* мы рассматриваем как пример симпатрического, экологически обусловленного видообразования, в котором гибридизация играет роль фактора, разрушающего границы между обособляющимися видами.

Работа субсидирована Российской академией наук и Международным научным фондом Дж. Сороса (International Scientific Foundation).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Определитель сосудистых растений. М., 1992. 399 с.

Еленевский А. Г., Купатадзе Г. А. Обзор фиалок группы *Viola canina* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 5. С. 74—80.

Клоков М. В. Подрод 4. *Melanium* Kupffer // Флора СССР. М.—Л., 1949. Т. 15. С. 452—479, 683—689.

Никитин В. В. О типификации *Viola montana* (*Violaceae*) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 11. С. 1536—1542.

Сергиевская Е. В. Сем. 58. *Violaceae* — Фиалковые // П. Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части СССР. Л., 1964. С. 310—315.

Сергиевская Е. В. Сем. 67. *Violaceae* Batsch — Фиалковые // Флора северо-востока европейской части СССР. Л., 1976. Т. 3. С. 201—207.

Сергиевская Е. В. Сем. LXXII. *Violaceae* Batsch — Фиалковые // Определитель высших растений Северо-Запада европейской части РСФСР (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). Л., 1981. С. 254—257.

Табака Л. В., Гаврилова Г. Б., Фатаре И. Я. Флора сосудистых растений Латвийской ССР. Рига, 1988. 195 с.

Тихомиров В. Н. Фиалковые — *Violaceae* // Определитель растений Мещеры. М., 1987. Ч. 2. С. 14—19.

Цвелев Н. Н. Сем. XLVI. *Violaceae* Batsch — Фиалковые // Арктическая флора СССР. Л., 1980. Вып. 8. С. 30—40.

Цвелев Н. Н. О некоторых редких и критических видах Березовых островов (Ленинградская область) // Нов. сист. высш. раст. 1991. Т. 28. С. 158—166.

Штамм В. А. Сем. *Violaceae* — Фиалковые // В. Н. Ворошилов, А. К. Скворцов, В. Н. Тихомиров. Определитель растений Московской области. М., 1966. С. 233—237.

Юзепчук С. В. Сем. CVII. Фиалковые — *Violaceae* Juss. // Флора СССР. М.—Л., 1949. Т. 15. С. 350—452, 681—683.

Becker W. Die Veilchen der bayrischen Flora... // Ber. Bayer. Bot. Ges. 1902. Bd 8. Abt. 2. S. 249—281.

Becker W. Violenstudien. I // Beih. Bot. Gentralbl. 1909. Bd 26. Abt. 2. H. 1. S. 289—390.

Becker W. Violenstudien. II // Beih. Bot. Gentralbl. 1910. Bd 26. Abt. 2. H. 3. S. 1—44.

Becker W. Violae Asiaticae et Australensis. I // Beih. Bot. Gentralbl. 1916. Bd 34. Abt. 2. S. 208—266.

Becker W. Violae Asiaticae et Australensis. II // Beih. Bot. Gentralbl. 1917. Bd 34. Abt. 2. S. 373—433.

Becker W. Violae Asiaticae et Australensis. III // Beih. Bot. Gentralbl. 1918. Bd 36. Abt. 2. S. 15—59.

Becker W. Violae Asiaticae et Australensis. IV—VI // Beih. Bot. Centralbl. 1923. Bd 40. Abt. 2. S. 20—171.

Becker W. Viola L. // A. Engler, K. Prantl. Die naturlichen Pflanzenfamilien... Aufl. 2. Leipzig, 1925. Bd 21. S. 363—377.

Borbas V. X Ordung. Violarien // W. D. J. Koch. Synopsis der Deutschen und Schweizer Flora. Aufl. 3. Leipzig, 1890. Bd 1. Lief. 2. S. 161—226.

Dalibard T. F. Florae Parisiensis Prodromus... Paris, 1749. 403 p.

Dandy J. E. Annotated list of the new names published in Allioni's Auctarium ad Synopsim stirpium Horti Reg. Taurinensis // Taxon. 1970. Vol. 19. N 4. P. 617—626.

Flore de la Belgique, du Nord de France et des regions voisines / Ed. by W. Mullenders. Liege, 1967. 749 p.

Forster E. Viola curtisii. Yellow Sea Pansy // J. C. Smith, J. C. Sowerby. English botany... Suppl. London, 1834. Vol. 2. Fig. 2693 + [2] p.

Fries E. M. Novitae florae sueciae. Edit. altera. Lund, 1828. 306 p.

Hornemann J. W. Flora Danica... Kobenhavn, 1808. Vol. 8. Fasc. 23. P. 1321—1380.

Hulten E. Atlas of the distribution of vascular plants in northwestern Europe. Stockholm, 1971. 531 p.

Kirschner J., Skalicky V. Notes on *Viola* in the new Flora of Czech Lands // Preslia. 1989. Vol. 61. N 4. P. 315—319.

Kupffer K.-R. J. Beschreibung dreier neuer Bastarde von *Viola* nebst Beitragen zur Systematik der Veilchen // Oesterr. Bot. Zeitschr. Jahrg. 1903a. N 4. S. 141—146; N 6. S. 231—239; N 8. S. 324—332.

Kupffer K.-R. J. Tentamen systematis Violarum Florae Rossicae... // Acta Horti Bot. Univ. Jurjev. 1903b. T. 4. Вып. 3. С. 158—192. (На латинск. и русск. яз.).

Kupffer K.-R. J. Violae Caucasi Tauriaeque // N. Kusnezow, N. Busch, A. Fomin. Flora Caucasica critica. 1909. Separatum E ex T. 3. N 9. P. 158—249.

Kützing F. T. Einige Worte uber die mit *Viola montana* und *Viola canina* verwandten Arten // Linnaea. 1832. Bd 7. S. 43—51.

Lempiainen T. Violaceae — orvokkikasit // Retkelyasvio. Helsinki, 1984. L. 126—130.

Link J. H. F. Enumeratio plantarum horti regii berolinensis altera... Pt 1. Berolini, 1821. 458 p.

Linne C. Flora Lapponica. Amstelaedami, 1737. 412 p.

Linne C. ... Flora Suecica. Holmiae, 1745. 392 p.

Linne C. ... Species plantarum... Holmiae, 1753. T. 2. P. 561—1200.

Linne C. ... Flora Suecica... 2 ed. Stockholmiae, 1755. 464 p.

Linne C. ... Species plantarum... 2 ed. Holmiae, 1762. T. 2. P. 785—1684.

Morison R. Plantarum historiae universalis. Vol. 2. Oxonii, 1680. 619 p.

Reichenbach H. G. L. Iconographia botanica seu plantae criticae. Lipsiae, 1825. Vol. 3. P. 201—300.

Sprengel K. P. J. Novi proventus hortorum academicorum halensis et berolinensis. ... Halae, 1818. 48 p.

Stearn W. T. XVII. The species-concept of Linnaeus // C. Linnaeus. Species plantarum. A Facsimile of the first ed. 1753. London, 1957. Vol. 1. P. 156—161.

Valentine D. H., Merxmüller H., Schmidt A. 1. *Viola* // Flora Europaea. Cambridge, 1968. Vol. 2. P. 270—282.

Wahlenberg G. ... Flora Lapponica... Berolini, 1812. 550 p.

Wahlenberg G. Flora Suecica... Upsaliae, 1826. Vol. 2. P. 429—1117.

Wilmott A. J. What is *Viola montana* L.? // J. Bot. (London). 1916. Vol. 54. P. 257—263.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 21 VII 1994

SUMMARY

Taxonomy and nomenclature of some critical groups of the genus *Viola* L. are discussed. As opposed to Kirschner, Scalicky (1989) and Elenevsky, Kupatadze (1992), the additional reasons in favour of using the name *V. montana* L. in the initial author's sense, and also in favour of the illegality of publication of the name *V. elatior* Fries because of the violation of the rules of the International Code of Botanical Nomenclature are given. The doubtfulness of using the name *V. ruppii* All. instead of *V. montana* auct. (Borbas, 1890; Wilmott, 1916; Nikitin, 1988) is demonstrated. Application of the name *V. nemoralis* Kütz. for this purpose is offered. The author's sense of using the name *V.* × *litoralis* Spreng. for the taxon of Violets related to the species from the *V. canina* group on the base of the protologue of the name is presented. The name *V. sabulosa* (DC.) Boreau for the taxon of the subgenus *Melanium* traditionally named *V. littoralis* auct. is offered. Taxonomy of the *V. canina* group is discussed. The recognition of three independent and non-hybridizing species within this group (Elenevsky, Kupatadze, 1992) is called into question. The author considered as acceptable only two interpretations of this group: 1) the recognition of only one extraordinary polymorphic species *V. canina* s. l.; 2) the recognition of two species, *V. canina* and *V. nemoralis* with their fertile hybrid *V.* × *litoralis*. The species concept in Violets and differences between species and hybrids are briefly discussed. The lectotypification of the names *V. montana, V. nemoralis, V.* × *litoralis, V. canina* and *V. sabulosa* is done.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(268)
© 1995

И. Б. Ефимова

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ МОРСКИХ ВОДОРОСЛЕЙ АРКТИЧЕСКИХ МОРЕЙ РОССИИ

I. B. EFIMOVA. ADDITION TO THE MARINE ALGAL FLORA OF ARCTIC SEAS OF RUSSIA

Приведено 11 видов, собранных на литорали Восточного Мурмана, из них 8 впервые указываются для северных морей России, 2 — для Баренцева моря, 1 — для Мурмана.

В результате обработки материала, собранного автором на литорали Восточного Мурмана (губа Дальнезеленецкая, Баренцево море) в июле 1986 г. и в феврале—октябре 1987 г., среди водорослей-эпифитов обнаружено 11 видов (*Chlorophyta* — 4, *Phaeophyta* — 3, *Rhodophyta* — 4), ранее на Мурмане не указывавшихся. Из них 8 являются новыми для флоры всех северных морей России, 2 вида (*Hecatonema maculans* (Collins) Sauv., известный в Белом море, и *Acrochaete repens* N. Pringsh., известный в море Лаптевых и Восточно-Сибирском море) впервые указываются для всего Баренцева моря, вид *Halosacciocolax kjellmanii* S. Lund, известный в Баренцевом море, впервые указывается для Мурмана. Далее приведен аннотированный список найденных видов. Степени прибойности даны в соответствии с классификацией Е. Ф. Гурьяновой с соавт. (1930) и обозначены римскими цифрами.

Автор благодарит К. Л. Виноградову за помощь в работе над статьей.

Characium marinum Kjellman, 1883 : 317. — *Characium* sp. Kjellman, 1877 : 57, tab. 4, fig. 10.

Клетки одиночные, грушевидные, 26 × 13 мкм, на короткой, лишенной подошвы ножке, постепенно переходящей в клетку. Хлоропласт чашевидный. Пиреноид 1.

Голоэпифит. На *Audouinella purpurea*, в нижнем горизонте литорали, III—IV. Встречен однажды в феврале в стерильном состоянии.

Acrochaete repens N. Pringsheim, 1862—1863 : 8, tab. 2, fig. 1—9; Виноградова, 1990 : 82, 1992 : 10. — *A. parasitica* Oltmanns, 1894 : 208, tab. 7, fig. 1—10.

Эндофит. Развивается на *Fucus distichus* и *Phycodrys rubens* в периклинальных и антиклинальных клеточных стенках в коре и медуллярных тканях. Клетки нитей, стелющихся вдоль поверхности хозяина, изодиаметрические или слегка удлиненные, нередко с сосочкообразными выростами, отношение длины к ширине 1—2 : 1. Клетки нитей, проникающих в медуллярные ткани, узкие, нитевидно вытянутые, отношение длины к ширине 5—7 (10) : 1. Пиреноид 1 или несколько. В ваннах верхнего и среднего горизонтов литорали, II, нередко, в мае со спорангиями.

Pseudopringsheimia fucicola (Rosenv.) Wille, 1909 : 89; Rueness, 1977 : 227, fig. 139. — *Ulvella fucicola* Rosenvinge, 1893 : 926, fig. 40. — *Pseudendoclonium fucicola* R. Nielsen, 1980 : 135, fig. 22—29.

Эндофит. На *Fucus vesiculosus*, *F. distichus*, *F. serratus*. Развивается в периклинальных и антиклинальных клеточных стенках в коре слоевища базифита. Обычный, часто встречающийся вид. В верхнем, среднем и нижнем горизонтах литорали, II—IV, с апреля по октябрь со спорангиями.

Syncoryne reinkei Nielsen et P. Pedersen, 1977 : 415, fig. 14—21.

Голоэпифит. На нитчатых зеленых, бурых и красных водорослях, в верхнем, среднем и нижнем горизонтах литорали, II—IV, в течение круглого года, с февраля по сентябрь со спорангиями.

Примечание. Вид выделен из вида *Pringsheimia scutata* (Nielsen, Pedersen, 1977). Не исключено, что вид указывался под этим названием на Мурмане (Зинова, 1927).

Hecatonema maculans (Collins) Sauvageau, 1897 : 248; Lund, 1959 : 59; Jaasund, 1965 : 53. — *H. terminalis* (Kütz.) Kylin, 1937 : 8, fig. 2; Зинова, 1953 : 76, рис. 66.

Голоэпифит. На *Chaetomorpha melagonium*. Найдены слоевища на разных стадиях развития: на стадии 1-слойных базальных дисков и с отходящими от них вертикальными нитями. В ванне среднего горизонта литорали, II, редко, в июле с многогнездными спорангиями.

Примечание. Систематическое положение *Hecatonema maculans* неясно. Рассматривается как стадия в жизненных циклах видов *Desmotrichum*, *Punctaria* и *Asperococcus* (Pedersen, 1984). Поскольку виды этих родов на Мурмане не найдены, *H. maculans* приводится здесь как самостоятельный вид.

Protectocarpus speciosus (Børg.) Kuckuck, 1955 : 120, abb. 1—8; Rueness, 1977 : 138, fig. 65. — *Myrionema speciosum* Børgesen, 1902 : 421, fig. 78.

Голоэпифит. На *Chaetomorpha melagonium*, *Devaleraea ramentacea*, *Palmaria palmata*, *Ptilota plumosa*. Встречен в среднем и нижнем горизонтах литорали, II—IV, редко, в мае и июле с многогнездными спорангиями.

Streblonema oligosporum Strömfelt, 1884 : 133; Taylor, 1957 : 114, pl. 11, fig. 6; Jaasund, 1965 : 45. — *Entonema oligosporum* (Strömf.) Kylin, 1947 : 20, fig. 16.

Эндофит. Встречен на *Stictyosiphon tortilis* и *Odonthalia dentata*, в верхнем и нижнем горизонтах литорали, III—IV, редко, в мае с многогнездными спорангиями.

Примечание. Морфология *Streblonema oligosporum* и некоторых других видов *Streblonema* сходна с морфологией микроталлома *Lithosiphon* (Pedersen, 1981, 1984). Streblonema-подобные стадии отмечены в жизненных циклах представителей разных порядков: *Ectocarpales*, *Scytosiphonales*, *Chordariales*, *Dictyosiphonales* (Wynne, Loiseaux, 1976; Pedersen, 1981) и *Tilopteridales* (Pedersen, 1984). В изученном материале *S. oligosporum* не был связан ни с одним из видов макрофитов, поэтому рассматривается как самостоятельный вид.

Audouinella infestans (Howe et Hoyt) P. Dixon, in Parke and P. Dixon, 1976 : 532. — *Acrochaetium infestans* Howe et Hoyt, 1916 : 116, pl. 14.

Амфиэпифит. На *Chaetomorpha melagonium*, в ванне среднего горизонта литорали, II, встречен однажды, в июле с моноспорангиями.

Примечание. Ранее указывался только на гидроидах.

Audouinella jonssonii (Papenf.) South et Tittley, 1986 : 36. — *Rhodochorton repens* Jónsson, 1901 : 147, fig. 4. — *Acrochaetium jonssonii* Papenfuss, 1945 : 309.

Голоэпифит. Встречается на *Chaetomorpha melagonium*, *Fucus distichus*, *Devaleraea ramentacea*, *Phycodrys rubens*, *Ptilota plumosa*, *Rhodomela lycopodioides*, в ваннах среднего горизонта и в нижнем горизонте литорали, II, часто, в мае с тетраспорангиями.

Примечание. Хорошо очерченный, легко идентифицируемый вид. Считается тетраспорофитом в жизненном цикле *Audouinella alariae* (H. Jónss.) Woelk. (Lee, Kurogi, 1983). В изученных нами материалах, собранных в разные сезоны, вид *A. alariae* не обнаружен.

Audouinella thuretii (Born.) Woelkerling, 1971 : 36, fig. 12, 24. — *Chantransia efflorescens* var. *thuretii* Bornet, 1904 : 16, pl. 1.

Голоэпифит. На *Chaetomorpha melagonium*, *Palmaria palmata*, *Rhodomela lycopodioides*, в среднем горизонте литорали, II, редко, в мае—июле с моноспорангиями.

Halosacciocolax kjellmanii S. Lund, 1959 : 193, fig. 40, 41; Виноградова, Шошина, 1994 : 102.

Амфиэпифит. На *Devaleraea ramentaceae*, в нижнем горизонте литорали, III—IV, нередко, в феврале—мае с тетраспорангиями.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградова К. Л. Морские водоросли Новосибирского мелководья. (Море Лаптевых) // Исследование фауны морей. 1990. Т. 37 (45). С. 80—88.

Виноградова К. Л. Видовой состав водорослей Чаунской губы. (Восточно-Сибирское море) // Нов. сист. низш. раст. 1992. Т. 28. С. 8—16.

Виноградова К. Л., Шошина Е. В. Водоросли // Среда обитания и экосистемы Земли Франца-Иосифа. (Архипелаг и шельф). Апатиты, 1994. С. 100—106.

Гурьянова Е. Ф., Закс И., Ушаков П. В. Литораль Кольского залива. Ч. 3 // Тр. Ленингр. о-ва естествоисп. 1930. Т. 60. Вып. 2. С. 17—107.

Зинова А. Д. Определитель бурых водорослей северных морей СССР. М.—Л., 1953. 225 с.

Зинова Е. С. Новые для Мурмана водоросли // Тр. Ленингр. о-ва естествоисп. 1927. Т. 56. Вып. 3. С. 17—44.

Børgesen F. The marine algae of the Faeröes // Bot. Faeröes. 1902. Pt 2. P. 337—532.

Bornet E. Deux *Chantransia corymbifera* Thuret. *Acrochaetium* et *Chantransia* // Bull. Soc. Bot. Fr. 1904. Vol. 51. Suppl. P. 14—23.

Howe M. A., Hoyt W. D. Notes on some marine algae from the vicinity of Beaufort, North Carolina // Mem. N. Y. Bot. Card. 1916. Vol. 6. P. 105—123.

Jaasund E. Aspects of the marine algal vegetation of North Norway // Bot. Gothoburg. 1965. Bd 4. S. 1—174.

Jónsson H. The marine algae of Iceland. I. *Rhodophyceae* // Bot. Tidsskr. 1901. Bd 24. H. 2. S. 127—155.

Kjellman F. R. Om Spetsbergens marina, klorofyllförande thallophyter. II // Bih. Till K. Svensk. Vet. Akad. Handl. 1877. Bd 4. N 6. S. 1—61.

Kjellman F. R. The algae of the Arctic Sea // Kgl. Svensk. Vet. Akad. Handl. 1883. Bd 20. N 5. S. 1—350.

Kuckuck P. Ectocarpaceen-Studien. III. *Protectocarpus* nov. gen. // Helg. Wissensch. Meeresunters. 1955. Bd 5. H. 2. S. 119—140.

Kylin H. Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte einiger Phaeophyceen // Lunds Univ. Årsskrift. N. F. Adv. 2. 1937. Bd 33. H. 1. S. 1—34.

Kylin H. Die Phaeophyceen der Shwedischen Westküste // Lunds Univ. Årsskrift. N. F. Adv. 2. 1947. Bd 43. H. 4. S. 1—99.

Lee Y. P. L., Kurogi M. The life history of *Audouinella alariae* (Jónsson) Woelkerling (*Rhodophyceae*,*Acrochaetiaceae*) in nature and culture // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. V (Bot.). 1983. Vol. 13. N 1. P. 57—76.

Lund S. The marine algae of east Greenland I. Taxonomical part // Medd. Grønland. 1959. Bd 156. H. 1. S. 1—247.

Nielsen R. A comparative study of five marine *Chaetophoraceae* // Br. Phycol. J. 1980. Vol. 15. N 1. P. 131—138.

Nielsen R., Pedersen P. M. Separation of *Syncoryne reinkei* nov. gen., nov. sp. from *Pringsheimiella scutata* (*Chlorophyceae*, *Chaetophoraceae*) // Phycologia. 1977. Vol. 16. N 4. P. 411—416.

Oltmanns F. Über einige parasitische Meeresalgen // Bot. Zeitschr. 1894. H. 52. S. 208—211.

Papenfuss G. F. Review of the Acrochaetium—Rhodochorton complex of the red algae // Univ. Calif. Publ. Bot. 1945. Vol. 18. N 14. P. 299—334.

Parke M., Dixon P. S. Check-list of British marine algae — third revision // J. mar. biol. Ass. U. K. 1976. Vol. 56. P. 527—594.

Pedersen P. M. Life histories of brown algae // Bot. monogr. 1981. Vol. 17. P. 194—217.

Pedersen P. M. Studies on primitive brown algae (*Fucophyceae*) // Opera Bot. 1984. N 74. P. 1—76.

Pringsheim N. Beiträge zur Morphologie der Meeresalgen // Phys. Abhandl. K. Akad. Wiss. Berlin, 1862—1863. Abh. 1. S. 1—37.

Rosenvinge L. K. Grønlands havalger // Med. Grønland. 1893. H. 3. Afd. 3. S. 763—981.

Rueness J. Norsk Algeflora. Oslo—Bergen—Tromso, 1977. 266 S.

Sauvageau C. Sur quelques Myrionemacees // Ann. Sci. Nat. Bot. 1897. Ser. 8. T. 5. S. 161—238.

South G. R., Tittley I. A checklist and distributional index of the benthic marine algae of the North Atlantic Ocean. London, 1986. 76 p.

Strömfelt H. F. G. Om algvegetationen i Finlands sydvestra skärgård // Bidr. till. Kännedom of Finland Natur och Folk. 1884. N 39. P. 199—138.

Taylor W. R. The marine algae of the northeastern coast of North America // Scient. Ser. 1957. Vol. 13. P. 1—509.

Wille N. *Conjugatae* und *Chlorophyceae* // A. Engler, K. Prantl. Die naturlichen Pflanzenfamilien. Nachtrage zum 1. Leipzig, 1909. Teil 2. Abt. S. 1—136.

Woelkerling W. J. Morphology and taxonomy of the *Audouinella* complex (*Rhodophyta*) in southern Australia // Austr. J. Bot. 1971. Suppl. Ser. Suppl. 1. P. 1—91.

Wynne M. J., Loiseaux S. Phycological Reviews. 5. Recent advances in life history studies of the *Phaeophyta* // Phycologia. 1976. Vol. 15. N 3-4. P. 435—452.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 22 II 1995

УДК 581.9(560) : 582.893

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 7

M. G. Pimenov, E. V. Kljuykov, A. P. Khokhrjakov

NEW RECORDS OF THE *UMBELLIFERAE* FROM THE NORTH-EASTERN ANATOLIA (TURKEY)

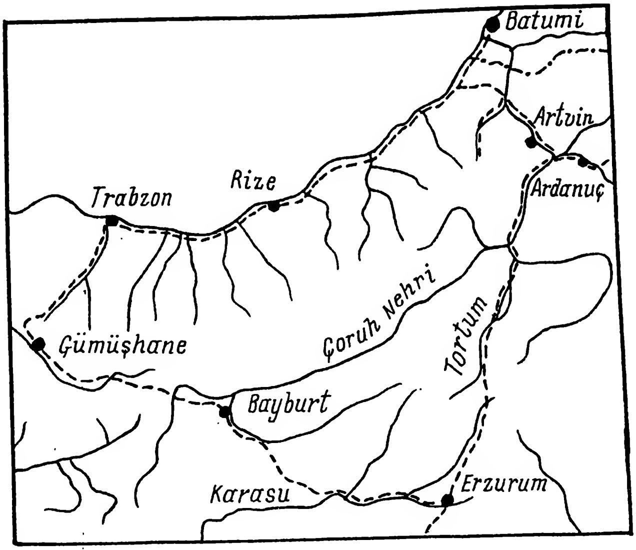
М. Г. ПИМЕНОВ, Е. В. КЛЮЙКОВ, А. П. ХОХРЯКОВ. НОВЫЕ НАХОДКИ *UMBELLIFERAE* В СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ АНАТОЛИИ (ТУРЦИЯ)

The new records of 38 species of the *Umbelliferae* from North-Eastern Anatolia which has not been indicated early for corresponding vilayets or/and grid squares in P. Davis's «Flora of Turkey» and succeeding floristic publications are presented. The majority of novelties have been found in Çoruh, Erzurum, and Gümüş hane vilayets.

Turkish flora seems to be rather carefully investigated. An excellent 10-volumous «Flora of Turkey and the East Aegean islands» (Davis, 1965—1988) is justfully regarded as one of most outstanding of regional Floras of modern times. In particular, grid system used in combination with references of all localities cited to administrative Turkish entities (vilayets, i. e. provinces) having comparatively limited areas permits to document exactly the plant distribution everywhere in the country.

The *Umbelliferae* treatment in the fourth volune of P. Davis's Flora (Hedge et al., 1972) remains all positive treats of edition as whole; additionally it contains the useful keys realized in various forms, and quite a few critical comments.

However, Turkish flora is very rich, various parts of Turkey being investigated



Район исследований.

rather unevenly. The total number of flowering plant species registered is now about 9000 (by T. Ekim (1993) 8428 species were included into P. Davis's Flora, 8700 are numbered with those published later). Publications of new species from Turkey appear constantly, and new records, correcting «Flora of Turkey» distributional data, are also fairly numerous. Most authors use Davis's grid/vilayet system for recording their novelties.

As to Eastern Anatolia, this part of Turkey, being one of three main centers of endemism in the country, has been studied until now not so thoroughly as Mediterranean and Central Turkey. Besides rather numerous modern gatherings, the distribution data from a second edition of «Флора Кавказа» (Гроссгейм, 1967), based mainly on Russian floristic investigation of the end of previous and begining of this centuries, are used widely for North-Eastern Anatolia. For the *Umbelliferae*, this is С. Г. Тамамшян (1967) treatment. As compared with adjacent parts of the Caucasus, the frequency of gatherings is considerably lower.

We became convinced of this situation during our short excursion through North-Eastern Anatolia in July 1994. We collected the *Umbelliferae* in the vilayets Çoruh (Artvin), Erzurum, Gümüşhane, as well as in some localities of Trabzon and Rize (figure). The total number of species collected is 95 (in 52 genera); most of them being common with the Caucasus. There are some unrecorded distributional data — novelties for vilayets or/and grid squares. Distributional (grid squares) data on the *Umbelliferae* collected have been checked with J. Donner's (1990) schematic maps, reflecting not only the materials from ten basic volumes of Davis's Flora but also additions made up to 1990.

All such novelties are listed below in the order adopted by «Flora of Turkey»; some short comments are also added if necessary. Novelties are printed in bold.

1. *Eryngium campestre* L. var. *virens* Link.

A8 **Çoruh**, near Borçka, the mouth of the river Murgul, 4 VII 1994, N 16.

A8 **Çoruh**, the valley of the river Çoruh Nehri, right bank against Artvin, 6 VII 1994, N 173.

Nearest squares showed in «Flora of Turkey» (Davis, 1972) are A7, B8, and B9. Later the variety was indicated additionally for C4 Içel (Huber-Morath, 1980) and A4 Kastamonu (Ketenoglu, 1983).

2. *Echinophora chrysantha* Freyn et Sint.

B8 Erzurum, Bozburun between Aşkale and Kop Geç, 10 VII 1994, N 773.

Rare species known only for few localities in B6 Malatya and B7 Erzincan (Hedge, Lamond, 1972). Our gatherings slightly extend beyond the area of this Turkish endemic eastward.

3. *Grammosciadium daucoides* DC.

A8 **Erzurum**, the pass from the valley Tortum to Karasu valley, Dumlu Daği, 8 VII 1994, N 460.

This species has been indicated for adjacent vilayets — Gümüşhane, Erzincan, Bitlis, Ağri, Kars (Hedge, Lamond, 1972); the gatherings from Erzurum not being cited.

4. *Fuernrohria setifolia* C. Koch.

A8 **Erzurum**, the pass from the valley Tortum to Karasu valley, Dumlu Daği, 8 VII 1994, N 461.

A8 **Çoruh**, Yalnizçam Dağlari, western slope near Yalnizçam Geç, 6 VII 1994, N 243.

The species is known for adjacent regions — A7 Gümüşhane, A9 Kars, B9 Kars/Ağri (Hedge, Lamond, 1972) and is widely distributed at the Caucasus.

5. *Carum porphyrocoleon* (Freyn et Sint.) Woronow.

A9 **Çoruh**, Yalnizçam Dağlari, western slope near Yalnizçam Geç, 6 VII 1994, N 232.

In «Flora of Turkey» regarded as a cynonym of *C. leucocoleon* Boiss. et Huet (Hedge, Lamond, 1972); it noted as «a little known species of uncertain status». Later it was shown (Клюйков, 1986) that *C. porphyrocoleon* is an independent species, distributed only in Adzharia and in Karadeniz Dağlari (Pont Mts.) in Turkey (A7 Gümüşhane). New locality is intermediate between previously known.

6. *Pimpinella anthriscoides* Boiss.

A8 **Erzurum**, the pass from the valley Tortum to Karasu valley, Dumlu Daği, 8 VII 1994, N 459.

Our gatherings belong to type variety, known for all adjacent squares and vilayets, but not shown for A8 square and Erzurum vilayet.

7. *P. peucedanifolia* Fisch. ex Ledeb.

A7 **Gümüşhane**, Vaudaği Geç, 12 VII 1994, N 877.

A8 Erzurum, the pass from the valley Tortum to Karasu valley, Dumlu Daği, 8 VII 1994, N 459.

Both new localities enlarge the species area north-westward: previously it was known for A9 Kars and Erzurum, B7 Erzincan, B8 Muş and Erzurum, B9 and C9 grid squares (Matthews, 1972).

8. *P. rhodantha* Boiss. var. *albiflora* Bordz.

White-flowered variety known for Caucasus has not been noticed for Turkish flora. It was collected by us twice: at A8 Gümüşhane (Çoruh valley between Maden and Bayburt) and at B8 Erzurum (Palandöken Dağlari). Pink-flowered (type) variety was indicated for both regions.

9. *P. tragium* Vill.

B8 Erzurum/Gümüşhane, Kop Dağlari, Kop Geç, 10 VII 1994, N 746.

Our collection is to be determined according to V. Matthews (1972) and N. Tanker, F. Izgü (1988) as belonging to subsp. *lithophila* (Schischk.) Tutin, but the status of this taxon is dubious due to a very wide species variation (Юрцева, 1989).

10. *Sium sisaroideum* DC. (*S. sisarum* L. var. *lancifolium* (Bieb.) Thell.).

A9 **Çoruh**, near Ardanuç, 7 VII 1994, N 324.

B8 Erzurum, between Erzurum and Iliça, 10 VII 1994, N 620.

11. *Seseli andronakii* Woronow ex Schischk.

A7 **Gümüşhane**, Vaudaği Geç, 12 VII 1994, N 894.

A9 Çoruh, the valley of river Koprüler between Ardanuç and Ferhatli, 6 VII 1994, N 334.

I. Hedge, J. Lamond (1972) cited only type collection of this species. Type locality — Lomaschen, collector — W. Andronaki (1907). This rocky species is not rare in Çoruh Nehri valley and collected by us also in the valley of Koprüler (basin of Berta River). Other gatherings are from Gümüşhane, rather far away from classical locality. Unfortunately, the plants in Çoruh basin were at the time of our collecting only in vegetative state; the herbarium sheets from Vaudaği Geç, have umbels. It must be noted that the number of rays in Vaudaği plants is more than shown in description (5—8). In «Flora of Turkey» one collection from Gümüşhane (Sintenis, 1890; N 3392; not seen) is attributed to *S. tortuosum*, a species with more western (in Turkey) distribution. Our observation at Vaudaği showed the plants very tall (up to 1.8—2 m), not corresponding with characters (and in their ecology) of *S. tortuosum* being steppe (not rocky) considerably lower plant. Probably P. Sintenis's sheets belong also to *S. andronakii*.

12. *S. libanotis* (L.) W. D. J. Koch.

A8 **Erzurum**, the pass from the valley Tortum to Karasu valley, Dumlu Daği, 8 VII 1994, N 459.

The species is shown for all surrounding Erzurum regions of Eastern Anatolia; now Erzurum can be incerted.

13. *S. peucedanoides* (Bieb.) Koso-Pol.

A8 **Erzurum**, the pass from the valley Tortum to Karasu valley, Dumlu Daği, 8 VII 1994, N 469.

B8 **Erzurum**, Palandöken Dağlari between Erzurum and Çat, southward of Tasligünei, 9 VII 1994, N 553.

The species is widely distributed in Turkey; in particular, it noted for A7 Gümüşhane, A9 Kars, B8 Muş, B9 Ağri (Hedge, Lamond, 1972) and B9 Van (Huber-Morath, 1980). A8 has been indicated only by Donner (1990), and Erzurum was rather strange exclusion, now omitted.

14. *Oenanthe silaifolia* Bieb.

B8 **Erzurum**, between Erzurum and Iliça, 10 VII 1994, N 619.

15. *Eleutherospermum cicutarium* (Bieb.) Boiss.

A9 Çoruh, Yalnizçam Dağlari, western slope near Yalnizçam Geç, 6 VII 1994, N 223.

Both latter species are widely distributed in the region visited; new localities quite naturally close the gaps in their areas.

16. *Bilacunaria microcarpa* (Bieb.) Pimenov et V. N. Tichom. (*Hippomarathrum microcarpum* (Bieb.) Fedtsch.).

A8 **Erzurum**, western bank of Tortum Gölü, 8 VII 1994, N 389.

B8 **Erzurum**, Gümüşhane, Kop Dağlari, Kop Geç, 10 VII 1994, N 746.

Widely distributed species in arid regions of the Caucasus and Eastern Turkey; it was rather strange that no herbarium sheets were indicated for Erzurum.

17. *Bupleurum croceum* Fenzl.

A7 **Gümüşhane**, Vaudaği Geç, 12 VII 1994, N 894.

A8 **Gümüşhane**, the valley of Çoruh Nehri between Maden and Bayburt, 10 VII 1994, N 807.

B8 **Erzurum**, the valley of the river Karasu 5 km eastward of Aşkale, 10 VII 1994, N 641.

Widely distributed in Turkey annual species (Snogerup, 1972; Huber-Morath, 1980). New collections enlarge the species area in north-eastern direction.

18. *Falcaria vulgaris* Bernh.

A8 **Erzurum**, the valley of the river Tortum near Uzundere, 8 VII 1994, N 396.

B8 **Erzurum**, the valley of the river Karasu 5 km eastward of Aşkale, 10 VII 1994, N 640.

The species is indicated minimum for 20 Turkish grid squares, including B8 (Peşmen, 1972; Huber-Morath, 1980). However, there was not vilayet Erzurum among provinces listed.

19. *Gongylosciadium falcarioides* (Bornm. et H. Wolff) Rech. f. (*Falcaria falcarioides* (Bornm. et H. Wolff) H. Wolff).

A8 **Gümüşhane**, the valley of Çoruh Nehri between Maden and Bayburt, 10 VII 1994, N 809.

This species is rare and taxonomically critical. Recently (Rechinger, 1987) it has been separated into an independent genus; however, its original treatment within the genus *Pimpinella* which contains some species having similar leaves with simple laminas also should be taken into consideration. Under the name of *Falcaria falcarioides* it was shown (Peşmen, 1972) for the vilayets Ankara, Kayseri, Erzincan, Afyon, Konya, and Hatay; B8 Erzincan being nearest to our locality. The species is distributed also in Southern Armenia and North-Western and Western Iran, being probably rare elsewhere. Salt marshes were indicated as typical habitat of the species, but our collection was made in the river Çoruh bed covered by *Salix* schrubs without any visible signs of salinity.

20. *Cnidium orientale* Boiss.

A8 **Erzurum**, western bank of Tortum Gölü, 8 VII 1994, N 376.

A8 **Erzurum**, the valley of the river Tortum 14 km southward of Uzundere, 8 VII 1994, N 412.

This species is a critical taxon in its position, both generic and specific. In «Flora of Turkey» (Hedge, Lamond, 1972) it was regarded as a subspecies of *C. silaifolium* (Jacq.) Simonkai, and previously it was transfered by G.-H. Leute (1970) to *Selinum* L. under the name *S. silaifolium* (Jacq.) Beck (eastern subspecies have been not separated). On the map published by Leute one easternmost point is very far from all others; Hedge and Lamond indicated isolated locality in A8 Çoruh only basing on Тамамшян's (1967) treatment, next nearest point is only Munsur Daği in B7 Tunceli. *Cnidium* s. str. being a genus considerably differing morphologically and distributed in North-Eastern and Eastern Asia (Пименов и др., 1986), a critical study of the species is needed.

21. *Angelica pachyptera* Lallem.

A8 **Trabzon**, Black Sea shore between Arakli and Of, 13 VII 1994, N 973.

As could be expected and was foretold by D. Chamberlain (1972) this species, described from Western Caucasus, is distributed also in pontic Turkey; it was noted in «Flora» as *A. sylvestris* L. var. *stenoptera* Lallem. ex Boiss. (locus classicus in A8 Rize). Being very close to *A. sylvestris* it represents a local geographical race of the latter, probably near or even conspecific with European *A. montana* Brot.

22. *Cymbocarpum wiedemannii* Boiss.

A8 Erzurum, the valley of the river Tortum 14 km southward of Uzundere, 8 VII 1994, N 429.

There are very limited number of localities in East and Central Turkey (Chamberlain, 1972; Erik, 1983), nearest to our one among them being A7 Gümüşhane, B7 Erzincan (species determination is under a question) and A9 Kars.

23. *Ferula szowitsiana* DC.

A8 Erzurum, the valley of the river Tortum 14 km southward of Uzundere, 8 VII 1994, N 421.

New for A8; this is a small northward extension of species area.

24. *Ferulago armena* (DC.) Bernardi (*F. pauciradiata* Boiss. et Heldr.).

A8 Erzurum, the valley of the river Tortum 14 km southward of Uzundere, 8 VII 1994, N 428.

B8 Erzurum, the valley of the river Karasu 5 km eastward of Aşkale, 10 VII 1994, N 661.

The species with large area in Turkey (Peşmen, 1972; Bernardi, 1979; Huber-Morath, 1980; Hartvig, Strid, 1987), known from A1 square to A9 and C/B 6. A8 and B8 were not indicated.

25. *F. platycarpa* Boiss.

A7 Gümüşhane, Vaudaği Geç, 12 VII 1994, N 894.

Common species in the regions visited. It has been collected 5 times; one gathering bears an addition to A7 flora.

26. *F. setifolia* C. Koch.

A9 **Çoruh**, Yalnizçam Dağlari, western slope near Yalnizçam Geç, 6 VII 1994, N 276.

This collection slightly enlarges the species area; it was known previously for Erzurum, Kars, Erzincan, and Tunceli vilayets, being distributed also at Caucasus.

27. *Pastinaca pimpinellifolia* Bieb.

B8 Erzurum, the valley of the river Karasu 6 km westward of Aşkale, 10 VII 1994, N 665.

D. Chamberlain (1972) indicated the species for squares A8, A9, B9, and B10; our addition is quite natural. Being probably a weed, the species can enlarge its distribution.

28. *P. umbrosa* Stev. ex DC. (*P. sativa* L. subsp. *urens* (Req. ex Godron) Čelak.).

A9 **Çoruh**, Yalnizçam Dağlari, Akal Sükül over Ardanuç, 6 VII 1994, N 192.

Adventive species probably enlarging its area. The collection cited enlarges previously known distribution of *P. umbrosa* (Chamberlain, 1972; Huber-Morath, 1980; Ilarslan, 1994) in north-eastern direction.

29. *Leiotulus dasyanthus* (Fisch. et C. A. Mey.) Pimenov et Ostroumova (*Malabaila dasyantha* (Fisch. et C. A. Mey.) Grossh.).

A8 Gümüşhane, the valley of Çoruh Nehri between Maden and Bayburt, 10 VII 1994, N 809.

The genus *Leiotulus* is to replace *Malabaila* auct. as the type species of the later (*M. graveolens* Bieb.) is belonging to *Pastinaca* (*P. clausii* (Ledeb.) Pimenov); majority of former *Malabaila* species have transfered to *Leiotulus* (Pimenov, Ostroumova, 1994). This species is one of usual *Umbelliferae* in the regions visited, as well as in Transcaucasia. A8 was a gap between A7 Gümüşhane and A9 Kars, now omitted.

30. *L. secacul* (Miller) Pimenov et Ostroumova (*Malabaila secacul* (Miller) Banks et Soland.).

A8 **Erzurum**, the valley of the river Tortum near Tortum, 8 VII 1994, N 433.

In Turkey (Chamberlain, 1972; Engin, 1983; Erik, 1983; Ilarslan, 1994) the northern border of this mainly Mediterranean species area passes; our collection moves it slightly north-eastwards.

31. *Heracleum incanum* Boiss. et Huet (*H. pastinacifolium* C. Koch subsp. *incanum* (Boiss. et Huet) P. H. Davis).

A8 **Erzurum**, the pass from the valley Tortum to Karasu valley, Dumlu Daği, 8 VII 1994, N 475.

A nearest known point is A8 Gümüşhane, northward of Bayburt (Davis, 1972). Cited location seems to be easternmost one.

32. *H. platytaenium* Boiss.

A7 **Gümüşhane**, between Torul and Zigana Geç, 13 VII 1994, N 929.

In North-Eastern Turkey this species is shown only for northern slope of Karadeniz Dağlari (Pontic Mts.) in the vilayets Yozgat (Ilarslan, 1994), Giresun, Trabzon, and Rize (Davis, 1972); isolated point has been indicated recently for B9 Ağri (Gümüs, 1994). Our collection was made on southern slope of Karadeniz Dağlari, being novelty for Gümüşhane and connection with Ağri locality.

33. *Tordylium maximum* L.

A9 **Çoruh**, Yalnizçam Dağlari, Akal Sükül over Ardanuç, 6 VII 1994, N 191.

The species was shown (Alava, 1972) mainly for north-western squares of «Flora of Turkey»; nearest point was at A7 Trabzon. Finding the species east of Trabzon vilayet is not surprising because, first, it is usually adventive, and, second, widely distributed in Caucasus.

34. *Torilis arvensis* (Huds.) Link subsp. *neglecta* (Spreng.) Thell.

A7 **Gümüşhane**, between Torul and Zigana Geç, 13 VII 1994, N 927.

Widely distributed in Turkey weed species and subspecies, known at least for 13 squares; nearest ones are A8 Çoruh and B8 Siirt.

35. *T. japonica* (Houtt.) DC.

A9 Çoruh, Yalnizçam Dağlari, Akal Sükül over Ardanuç, 6 VII 1994, N 188.

Sparsely distributed in Turkey weed species; it was indicated for Çoruh vilayet, but in A8 square.

36. *Astrodaucus orientalis* (L.) Drude.

A8 **Çoruh**, near Borçka, the mouth of the river Murgul, 4 VII 1994, N 12.

This species has large distribution in the country, mainly in Inner Anatolia (Cullen, 1972; Huber-Morath, 1980; Erik, 1983; Hartvig, Strid, 1987; Ilarslan, 1994), being known, in particular, for Erzurum, Kars, Elazig, and Ağri. Çoruh is noted firstly.

37. *Lisaea papyracea* Boiss.

B8 Erzurum, the valley of the river Karasu 5 km eastward of Aşkale, 10 VII 1994, N 653.

B8 Erzurum, Purnakopan between Aşkale and Kop Geç, 10 VII 1994, N 670.

Nearest point noted earlier (Egin, collector P. Sintenis) is situated in B7 Erzincan (Cullen, 1972). Our localities are easternmost ones in Turkey, but the species is distributed also in Transcaucasia.

38. *Daucus guttatus* Smith (*D. setulosus* Gussone).

A8 Çoruh, near Borçka, the mouth of the river Murgul, 4 VII 1994, N 13.

A8 Çoruh, the valley of river Koprüler between Ardanuç and Ferhatli, 6 VII 1994, N 339.

This Mediterranean species is widely distributed from South Europe and North Africa to North, Central, and West Iran. In Turkey it was indicated for western and some southern grid squares (Cullen, 1972; Ketanoglu, 1983), and only recently has been shown for Eastern Anatolia (B9 Bitlis see: Altan, Behçat, 1994). Our localities are rather distant for all previously known with an exeption of latter one. It must be noted that the species is not rare and even sometimes abundant in Çoruh valley from Borçka to Tortum mouth.

LITERATURE CITED

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Т. 7. Л., 1967. 200 с.

Клюйков Е. В. К систематике родов *Stefanoffia* H. Wolff и *Carum* L. (*Apiaceae*) флоры Турции // Нов. сист. высш. раст. 1986. Т. 23. С. 89—92.

Пименов М. Г., Тихомиров В. Н., Лаврова Т. В. Ревизия рода *Cnidium* Cuss. ex Jussieu (*Umbelliferae—Apioideae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 2. С. 90—98.

Тамамшян С. Г. Umbelliferae Juss. — Зонтичные // А. А. Гроссгейм. Флора Кавказа. 2-е изд. Л., 1967. Т. 7. С. 5—138.

Юрцева О. В. Морфологическое разнообразие и таксономия *Pimpinella tragium* Vill. (*Umbelliferae—Apioideae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 4. С. 101—113.

Alava R. Tordylium L. // Flora of Turkey. 1972. Vol. 4. P. 504—512.

Altan Y., Behçat L. Türkiye'nin dagusundan (A9, B7, B9) yeni kayitlar ve bazi ilginç yayilis alanlari // Turk. J. Bot. 1994. Vol. 18. N 4. P. 383—398.

Bernardi L. Tentamen revisionis generis *Ferulago* // Boissiera. 1979. Vol. 30. P. 1—182.

Chamberlain D. F. Angelica L., *Cymbocarpum* DC., *Pastinaca* L., *Malabaila* Hoffm. // Flora of Turkey. 1972. Vol. 4. P. 431—432, 438—440, 481—488.

Cullen J. Astrodaucus Drude, *Lisaea* Boiss., *Daucus* L. // Ibid. P. 523—525, 528—529, 531—536.

Davis P. H. Eryngium L., *Heracleum* L. // Ibid. P. 292—304, 488—500.

Davis P. H. Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh, 1965—1988. Vol. 1—10.

Donner J. Distribution maps to P. H. Davis «Flora of Turkey». 1—10 // Linzer biol. Beitr. 1990. Bd 22. H. 2. S. 381—515.

Ekim T. An analytical study on the endemic plants of Turkey // Proc. 5-th OPTIMA Meeting. Istambul, 8—15 sept. 1986. Istambul, 1993.

Engin A. A new species and some new records from East Anatolia // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1983. Vol. 41. N 1. P. 77—83.

Erik S. New floristic records from Turkey // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1983. Vol. 41. N 2. P. 289—293.

Gümüs I. B9 karesi (Ağri) için yeni floristic kayitlar // Turk. J. Bot. 1994. Vol. 18. N 1. P. 35—37.

Hartvig P., Strid A. New taxa and new records from the mountains of SW and SE Turkey // Bot. Jahrb. Syst. 1987. Bd 108. H. 2/3. S. 301—341.

Hedge I. C., Lamond J. M. Echinophora L., *Grammosciadium* DC., *Fuernrohria* C. Koch, *Carum* L., *Seseli* L., *Cnidium* Cusson // Flora of Turkey. 1972. Vol. 4. P. 306—310, 318—321, 331—332, 347—349, 367—372, 429—430.

Hedge I. C., Lamond J. M., Peşmen H. et al. *Umbelliferae* // Flora of Turkey. 1972. Vol. 4. P. 265—538.

Huber-Morath A. Ergänzungen zu P. H. Davis's «Flora of Turkey and the East Aegean Islands». 1—6. I // Candollea. 1980. Vol. 35. Pt 2. P. 569—608.

Ilarslan R. Contribution to the flora of Deveci Mountains (Yozgat—Tokat) // Turk. J. Bot. 1994. Vol. 18. N 4. P. 337—366.

Ketenoglu O. New floristic records from North-Western Anatolia (Kastamonu province) // Candollea. 1983. Vol. 38. P. 465—476.

Leute G.-H. Untersuchungen über den Verwandtschaftskreis der Gattung *Ligusticum* L. (*Umbelliferae*). Teil II // Ann. Nat. Mus. Wien. 1970. Bd 74. S. 457—519.

Matthews V. A. Pimpinella L. // Flora of Turkey. 1972. Vol. 4. P. 352—364.

Peşmen H. Falcaria Fabr., *Ferulago* W. Koch // Ibid. P. 427—429, 453—471.

Pimenov M. G., Ostroumova T. A. The genus *Malabaila* Hoffm. (*Umbelliferae* : *Tordylieae*). A carpological investigation and taxonomic inplications // Feddes Repert. 1994. Bd 105. H. 3-4. S. 141—155.

Rechinger K. H. Gongylosciadium Rech. f. // Flora Iranica. 1987. Vol. 162. P. 308.

Snogerup S. Bupleurum L. // Flora of Turkey. 1972. Vol. 4. P. 393—418.

Tanker N., Izgü F. Pharmaceutical botanical investigations on *Pimpinella* L. species grown in Inner Anatolia region // J. Fac. Pharm. Ankara. 1988. Vol. 18. N 1. P. 57—73.

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова
Ботанический сад МГУ
Москва

Получено 11 I 1995

РЕЗЮМЕ

Приводятся местонахождения 38 видов зонтичных флоры Северо-Восточной Анатолии (Турция), не указанных ранее для соответствующих вилайетов или квадратов географической сетки во «Флоре Турции» П. Дэвиса и в последующих флористических публикациях. Бóльшая часть новинок найдена в вилайетах Чорух (Артвин), Эрзурум и Гюмюсхане.

УДК 581.9 (571.63) : 582.738

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 7

В. П. Верхолат, В. Ю. Нешатаев, Н. Б. Прохоренко

О НАХОДКАХ *DESMODIUM OLDHAMII* (*FABACEAE*) В ПРИМОРСКОМ КРАЕ

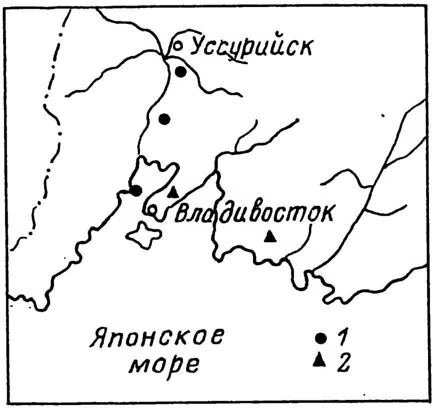
V. P. VERKHOLAT, V. Yu. NESHATAEV, N. B. PROKHORENKO. ON THE RECORDS OF *DESMODIUM OLDHAMII* (*FABACEAE*) IN THE PRIMORYE TERRITORY

Приведены новые местонахождения *Desmodium oldhamii* на юге Приморского края.

Desmodium oldhamii Oliv. до настоящего времени был известен по гербарным сборам из трех точек в Южном Приморье (см. рисунок, *1*): из окр. г. Уссурийска (30 IX 1920, И. Шишкин; 20 IX 1920, Е. Алисова), со ст. Раздольной (20 IX 1981, В. Нечаев) и с п-ова Песчаный (31 VIII 1960, Д. Воробьев). Для Приморского края вид считался большой редкостью (Воробьев и др., 1966).

Новое местонахождение *D. oldhamii* обнаружено нами в августе 1993 г. на п-ове Муравьева-Амурского в средней части долины р. Богатой. Взрослые особи в количестве 5 шт. росли среди высокотравья на обочине зарастающей лесной дороги среди дубового леса вблизи посадок ореха маньчжурского. Генеративные побеги находились в стадии бутонизации. В сентябре 1994 г. авторами неоднократно отмечались скопления этого вида в пади Казачьей (Партизанский р-н, окр. пос. Душкино); здесь он произрастал в основном на выположенных участках склонов южных экспозиций с растительным покровом, нарушенным частыми пожарами. Это кустарниковые заросли с порослью древесных пород (дуба монгольского, ясеня носолистного, липы амурской), высокотравье у заброшенных дорог среди дубового леса и вдоль троп на местном кладбище. Во всех скоплениях преобладали взрослые особи, а генеративные побеги обильно плодоносили (см. рисунок, *2*).

Нами отмечено, что во всех ценопопуляциях *D. oldhamii* всегда имеет двучленные, легко распадающиеся плодики. Крайний членик отделяется даже при



Ареал *Desmodium oldhamii.*
Местонахождения: *1* — известные ранее, *2* — новые.

легком прикосновении. Создается ложное представление об односемянности бобов, что часто отмечалось в литературе (Комаров, Клобукова-Алисова, 1932; Васильев, 1948; Ворошилов, 1966, 1982; Павлова, 1989). Поверхность плодиков покрыта короткими, жесткими, крючковатыми волосками, благодаря которым членики прочно прилипают к одежде. Это способствует выносу их за пределы ценопопуляции и формированию новых скоплений, достаточно удаленных друг от друга. Вполне вероятны новые находки этого вида в Южном Приморье.

D. oldhamii — восточноазиатский вид, основная часть ареала которого расположена на территориях Японии, Китая, п-ова Корея (Васильев, 1948; Комаров, 1950; Ohwi, 1965; Kitagawa, 1979; Павлова, 1989). В Приморском крае он находится на северном пределе своего распространения. Новые местонахождения значительно расширяют восточную часть его ареала в нашем регионе (см. рисунок).

D. oldhamii имеет статус редкого, находящегося под угрозой исчезновения вида и занесен в Красные книги разного ранга (Красная книга. Дикорастущие..., 1975; Красная книга СССР, 1978; Редкие и исчезающие..., 1981; Харкевич, Качура, 1981; Красная книга СССР, 1984). Несомненно, что этот вид требует более пристального внимания и изучения. Необходимо сохранить это интересное растение для флоры региона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев В. Н. Род 281. Десмодиум — *Desmodium* Desv. // Флора СССР. Л., 1948. Т.13. С.374—376.

Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И. Определитель растений Приморья и Приамурья. М.—Л., 1966. 491 с.

Ворошилов В. Н. Флора советского Дальнего Востока. М., 1966. 478 с.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Комаров В. Л. Desmodium Desv. (*Meiobia* Adans.) // Флора Маньчжурии. Избр. соч. М.—Л., 1950. Т. 4. С. 594—596.

Комаров В. Л., Клобукова-Алисова Е. Н. Определитель растений Дальневосточного края. Т. 2. Л., 1932. 674 с.

Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., 1975. 202 с.

Красная книга СССР. Т. 1. М., 1978. 459 с.

Красная книга СССР. Т. 2. М., 1984. 480 с.

Павлова Н. С. Триба *Desmodieae* (Benth.) Hutch. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1989. Т. 4. С. 199—205.

Редкие и исчезающие виды флоры СССР / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., 1981. 263 с.

Харкевич С. С., Качура Н. Н. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М., 1981. 232 с.

Kitagawa M. Neo-Lineamenta Flora Manchuricae. Zürich, 1979. 715 p.

Ohwi J. Flora of Japan. Washington, 1965. 1066 p.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток
Санкт-Петербургская
лесотехническая академия

Получено 23 XII 1994

УДК 581.9 (571.6)

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 7

Т. И. Нечаева

О ФЛОРИСТИЧЕСКИХ НАХОДКАХ В ПРИМОРСКОМ КРАЕ

T. I. NECHAEVA. ON FLORISTIC FINDINGS IN THE PRIMORYE TERRITORY

Приведены данные о находках 16 новых и редких заносных растений во флоре Приморья.

При обработке многочисленных сборов автора за 1988—1992 гг. выявлен ряд заносных растений, известных ранее в Приморье из 1—2 местонахождений. 1 вид впервые приводится для флоры Дальнего Востока (отмечен двумя звездочками), 5 видов — для флоры Приморского края (отмечены одной звездочкой). Сведения о них приведены далее. Фамилия коллектора дана в том случае, если им не был автор.

**Elymus fibrosus* (Schrenk) Tzvel. (Определение Н. С. Пробатовой). Окр. г. Владивостока (ст. Океанская), на ж.-д. путях, 26 VII 1991; там же (ст. Угольная), 4 VIII 1991. На Дальнем Востоке был известен только из Приамурья (Пробатова, 1985).

Phleum phleoides (L.) Karst. На территории Морской биологической ст. Дальневосточного государственного университета в пос. Рязановка Хасанского р-на, 13 VI 1981. Впервые обнаружен И. К. Шишкиным в окр. г. Никольск-Уссурийска в 1920 г.

Lolium perenne L. (Определение Н. С. Пробатовой). Г. Находка, ст. Бархатная, 6 IX 1991, Т. Нечаева; там же, в парке, 20 VIII 1992, Е. Чечик.

**Rumex obtusifolius* L. Окр. г. Владивостока, близ Ботанического сада ДВО РАН, 15 VII 1994. Пл. Ранее этот вид был известен в качестве заносного с Сахалина и Курильских о-вов (Нечаева, Цвелев, 1989).

Stellaria gypsophiloides Fenzl. (Определение Н. С. Павловой). Г. Находка, на ж.-д. путях, 21 VI 1991. Ранее (в 1979 г.) был собран нами в г. Владивостоке (Нечаева, 1982).

***Gypsophila paniculata* L. (Определение Н. С. Павловой). Г. Арсеньев, у дороги, 10 VII 1992, Г. Бебик. Цв. Новый вид для флоры Дальнего Востока.

Lepidium perfoliatum L. Окр. г. Владивостока (ст. Угольная), на ж.-д. путях, 25 VI 1991. Более ранние сборы относятся к 1974 и 1977 гг. (Нечаева, 1976, 1978).

**Sisymbrium polymorphum* (Murr.) Roth. Г. Находка, на ж.-д. путях, 3 VIII 1989, 6 IX 1991.

**Barbarea arcuáta* Reichenb. Г. Находка, на ж.-д. путях, 21 VI 1991.

Vicia sepium L. (Определение Н. С. Павловой). Г. Находка (ст. Бархатная), близ ж.-д. насыпи, 21 VI 1991. Цв., пл. Впервые указан по нашим сборам Д. П. Воробьевым (1982).

Euphorbia esula L. (Определение Д. А. Басаргина). Обнаружен 1 экз. на коллекционном участке в Ботаническом саду ДВО РАН, 14 V 1989. Ранее (Басаргин, 1989) отмечался для изучаемой территории.

Daucus carota L. Г. Находка, на ж.-д. путях, 6 IX 1991.

Amsinckia micrantha Suksdorf. Окр. г. Владивостока (ст. Угольная), на ж.-д. путях, 28 VI 1990. Пл. Это североамериканское растение было известно в Приморье из г. Находка (Нечаева, 1991).

Anthemis ruthenica Bieb. (Определение В. Ю. Баркалова). Окр. г. Владивостока (ст. Седанка), на ж.-д. путях, 26 VI 1991. До сих пор были известны единичные образцы из этого же пункта.

**A. tinctoria* L. (Определение В. Ю. Баркалова). Г. Находка, на ж.-д. путях, 21 VI 1991.

Artemisia anethifolia L. (Определение А. А. Коробкова). Г. Находка (ст. Бархатная), на ж.-д. путях, 3 VIII 1989; там же (ст. Находка), 21 VI 1991; окр. г. Владивостока (ст. Океанская), 26 VII 1991. Цв., пл.

Гербарные образцы перечисленных видов переданы в региональный Дальневосточный гербарий (VLA).

Автор искренне благодарен всем специалистам, оказавшим помощь в определении растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Басаргин Д. Д. О некоторых адвентивных видах родов *Euphorbia* L., *Heracleum* L., *Saussurea* DC. южной части советского Дальнего Востока // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. М., 1989. С. 113—114.

Воробьев Д. П. Определитель сосудистых растений окрестностей Владивостока. Владивосток, 1982. 252 с.

Нечаева Т. И. К познанию адвентивной флоры Владивостока // Бюл. ГБС АН СССР. 1976. Вып. 102. С. 40—44.

Нечаева Т. И. Дополнения к адвентивной флоре Владивостока // Бюл. ГБС АН СССР. 1978. Вып. 110. С. 39—41.

Нечаева Т. И. Новые растения для флоры Дальнего Востока // Биол. науки. 1982. № 10. С. 75—76.

Нечаева Т. И. Новинки дальневосточной флоры // Биол. науки. 1991. № 5. С. 96—100.

Нечаева Т. И., Цвелев Н. Н. Новые для советского Дальнего Востока адвентивные виды растений // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 9. С. 1373—1375.

Пробатова Н. С. Сем. *Poaceae* Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 89—384.

Дальневосточный
государственный университет
Владивосток

Получено 5 XII 1994

УДК 581.9(265.53) (22) : 502.75

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 7

М. Н. Абанькина, С. Б. Гончарова

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ОСТРОВА МОНЕРОН (ЯПОНСКОЕ МОРЕ)

M. N. ABANKINA, S. B. GONCHAROVA. THE NEW AND RARE SPECIES OF VASCULAR PLANTS OF MONERON ISLAND (JAPANESE SEA)

Выявлено 9 новых для флоры о-ва Монерон видов, среди них новый для флоры России — *Orostachys furussii*. Дополнен список растений, подлежащих охране, из числа встречающихся на острове. Сохранению их будет способствовать придание данной территории статуса национального парка.

Флора о-ва Монерон неоднократно привлекала внимание ботаников и в настоящее время достаточно полно изучена. Литературные сведения (Tatewaki, Kimoto, 1932—1933; Сугавара, Маримото, 1936; Sugawara, 1937—1940; Попов, 1950) и оригинальные данные были обобщены в списке «Флора о. Монерон» (Черняева и др., 1976), а затем критически проанализированы и дополнены

К. Д. Степановой и В. Н. Ворошиловым (1980). Согласно последнему источнику, во флоре о-ва Монерон насчитывается 460 видов высших сосудистых растений.

В сентябре 1991 г. полевая группа Ботанического сада-института ДВО РАН в составе комплексной межрегиональной экспедиции проводила исследования флоры и растительности о-ва Монерон с целью научного обоснования организации на данной территории национального парка.

В ходе проведенных нами исследований было выявлено 9 новых для флоры острова видов.

Deparia pycnosora (Christ.) M. Kato. Средняя часть северо-восточного склона горы Асахи, разнотравный луг, 15 IX 1991, М. Абанькина, С. Гончарова.

Poa angustifolia L. Луг в окрестностях маяка, 10 IX 1991, А. Наумов.

Bromopsis canadensis (Michx.) Holub. Луг в окрестностях маяка, 10 IX 1991, А. Наумов.

Hordeum vulgare L. Скалы восточной экспозиции, по склонам вдоль тропы от базы «Витас» до канатного спуска, 15 IX 1991, М. Абанькина, С. Гончарова.

Neottianthe cucullata (L.) Schlechter. Юго-восточный склон горы Асахи, низкотравный луг, у обочины грунтовой дороги, 15 IX 1991, М. Абанькина, С. Гончарова.

Salix nakamurana Koids. Склоны побережья бухты Чупрова, 15 IX 1991, М. Абанькина, С. Гончарова. (Определение В. А. Недолужко).

Silene kawashimae Miyabe et Tatew. Скалы верхней части западного склона высоты «382», 17 IX 1991, М. Абанькина, С. Гончарова.

Orostachys furussii Ohwi. Прибрежные скалы восточного побережья о-ва Монерон, 16 IX 1991, М. Абанькина, С. Гончарова.

Aster sibiricus L. Разнотравный луг у тропы от западного побережья острова до бухты Колагераса, 8 IX 1991, М. Абанькина, С. Гончарова.

Характер выявленных видов, по-видимому, свидетельствует о продолжающемся пополнении флоры острова адвентивными элементами. Так, отсутствующий в опубликованных списках *Hordeum vulgare* в настоящее время встречается очень часто на скалах и скалистых склонах. Это позволяет предположить, что во время предыдущих исследований *H. vulgare*, возможно, находился в процессе натурализации. Другие представители адвентивной флоры — *Bromopsis canadensis*, *Aster sibiricus* — были найдены в небольшом числе экземпляров в окрестностях существующих и бывших поселков.

Некоторые новые для флоры острова виды встречаются здесь редко, хотя и являются элементами коренной растительности. Среди них лесные растения *Deparia pycnosora* и *Neottianthe cucullata*, в настоящее время произрастающие на луговых склонах, а также *Silene kawashimae*, приуроченная к специфическим местообитаниям — скалам.

Кроме того, нами был найден вид *Agrostis scabra* Willd., впервые указанный для флоры острова Степановой и Ворошиловым (1980), а также подтверждено произрастание на данной территории *Vicia amoena* Fisch. и *Leibnitzia anandria* (L.) Turcz., приведенных авторами списка «Флора о. Монерон» (Черняева и др., 1976) со ссылками на литературные источники.

Специальные исследования видового богатства сем. *Crassulaceae* DC. в составе флоры острова показали, что из 2 приведенных в списке видов очитков (*Sedum sachalinense* (Boriss.) Worosch. и *S. roseum* (L.) Scop.), являющихся, по мнению Степановой и Ворошилова (1980), взаимоисключающими друг друга, на острове встречается только *S. sachalinense* (синоним *Rhodiola sachalinense* Boriss. (Черепанов, 1981)). Целенаправленный поиск *S. pluricaule* Kudo, указанного ранее (Черняева и др., 1976) на основании литературных сведений, позволяет подвергнуть сомнению произрастание этого вида на о-ве Монерон. Кроме того, вид, принимаемый за *Orostachys aggregata* Hara, переопределен нами как новый для России — *O. furussii.*

С учетом выявленных находок дополнен список редких и исчезающих растений (согласно сводкам: Харкевич, Качура, 1981; Красная книга РСФСР, 1988), встречающихся на о-ве Монерон. Он включает в себя 27 видов, что составляет 5.8 % от общего числа видов флоры: *Amitostigma kinoshitae* (Makino) Schlechter (4);[1] *Angelica ursina* (Rupr.) Maxim. (3); *Aralia cordata* Thunb. (3); *Arisaema peninsulae* Nakai (4); *A. robustum* (Engl.) Nakai (4); *Astragalus sachalinensis* Bunge (2); *Cerasus sachalinensis* (Fr. Schmidt) Kom. (4); *Coniogramme intermedia* Hieron (2); *Disporum sessile* (Thunb.) D. Don (4); *Juniperus sargentii* (A. Henry) Takeda ex Koidz. (3); *Ilex crenata* Thunb. (3); *I. rugosa* Fr. Schmidt (3); *Kalopanax septemlobum* (Thun.) Koids. (2); *Matteuccia orientalis* (Hook.) Trev. (2); *Neottianthe cucullata* (2); *Oreorchis patens* (Lindl.) Lindl. (4); *Orostachys furussii* (4); *Osmunda japonica* Thunb. (3); *Oxytropis todomoshiriensis* Miyabe et Miyake (2); *Paeonia obovata* Maxim. (3); *Phellodendron sachalinense* (Fr. Schmidt) Sarg. (4); *Phyllitis japonica* Kom. (3); *Poa radula* Franch. et Savat. (4); *Symplocarpus foetidus* (L.) Nutt. (3); *Taxus cuspidata* Siebold et Zucc. ex Endl. (3); *Viburnum furcatum* Blume ex Maxim (4); *V. wrightii* Mig. (4).

Из перечисленных видов 2 — *Astragalus sachalinensis* и *Oxytropis todomoshirensis* — являются эндемиками Сахалинской обл., но на заповедных территориях не произрастают и, следовательно, в естественных местообитаниях не охраняются. За пределами российского Дальнего Востока ареалы большей части видов, встречающихся на о-ве Монерон, незначительны. Для каждого вида рекомендованы соответствующие меры охраны (Харкевич, Качура, 1981). В данном случае организация национального парка вполне соответствует этим рекомендациям и будет способствовать сохранению редких видов, произрастающих на острове.

Таким образом, сейчас в составе флоры о-ва Монерон насчитывается 467 видов высших сосудистых растений, 27 из которых — редкие и исчезающие.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Красная книга РСФСР. Растения / Под ред. В. Д. Голованова и др. М., 1988. 590 с.

Попов М. Г. Растительность острова Монерон (Японское море) // Бот. журн. 1950. Т. 35. № 4. С. 355—366.

Степанова К. Д., Ворошилов В. Н. Новые материалы по флоре острова Монерон (Японское море) // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 1. С. 116—118.

Харкевич С. С., Качура Н. Н. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М., 1981. 234 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Черняева А. М., Нечаева Т. И., Алексеева Л. М. Флора о. Монерон. Аннотированный список. Новоалександровск: Сах. КНИИ ДВНЦ АН СССР, 1976. 44 с.

Сугавара С., Маримото Т. Отчеты об исследованиях естественных памятников (заповедников). Губ. Ю. Сахалина. Тоехара, 1936. (На японск. яз.).

Sugawara Sh. Illustrated flora of Saghalien. I—IV. Tokyo, 1937—1940.

Tatewaki M., Kimoto U. Florula of the Island of Kaibato (Todomoshiri). I, II // Acta phytotaxonomica geobotanica. Kyoto, 1932—1933.

Ботанический сад-институт
ДВО РАН
Владивосток

Получено 8 XII 1994

---

[1] В скобках указана категория редкости.

SUMMARY

Nine new species for the Moneron island flora were revealed, three among them being accidental. The presence of two species known only from literature was confirmed. The flora of Moneron consists of 467 species of higher vascular plants. Species composition of the family *Crassulaceae* in the island flora was supplemented. *Orostachys furussii* Ohwi was revealed as a new species for the flora of Russia. The list of rare species which includs 27 species was compiled. The preservation of the rare species would be promoted by the organization of the national park on this territory.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35 : 582.475
© 1995

Е. Н. Муратова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *PINACEAE*

E. N. MURATOVA. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME SPECIES OF THE *PINACEAE* FAMILY

Приведены числа хромосом для 5 видов сем. *Pinaceae*.

Abies sibirica Ledeb., **2n = 24**. Бурятия, окр. г. Бабушкина, 1990 г., Третьякова; Бурятия, предгорья Хамар-Дабана (северный макросклон), долина р. Быстрой, на высоте 1200 м над ур. м., 1991 г., Третьякова, Бажина.

Larix cajanderi Mayr, **2n = 24**. Якутия, Кобяйский р-н, окр. пос. Кобяй, левый берег р. Лены, 1989 г., Абаимов.

L. gmelinii (Rupr.) Rupr., **2n = 24** (59 проростков); **2n = 24 + 1B** (3 проростка); **2n = 36** (1 проросток). Читинская обл., окр. пос. Карымское, 1990 г., Дворецкий.

L. sukaczewii Dyl., **2n = 24**. Архангельская обл., Пинежский р-н, Пинежский государственный заповедник, 1989 г., сборы сотрудников заповедника.

Pinus sibirica Du Tour, **2n = 24**. Томская обл., окр. пос. Некрасово, 1990 г., Авров.

Гербарные образцы исследованных таксонов хранятся в Гербарии Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН.

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
Красноярск

Получено 22 II 1995

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9(510)

© 1995

Flora of China. Vol. 17. *Verbenaceae* through *Solanaceae*. Peking—Saint Louis, 1994. XI. 318 p. (**Флора Китая. Т. 17. Вербеновые—Пасленовые.** Пекин—Сент-Луис, 1994. XI. 318 с.)

V. I. GRUBOV. (*A REVIEW*). FLORA OF CHINA. VOL. 17. 1994

Вышел в свет первый из 25 запланированных томов английской версии пересмотренного и сокращенного издания известной полной «Флоры Китайской Народной Республики» (далее — «Флоры КНР») на китайском языке.

Это совместное американо-китайское издание предпринято Миссурийским ботаническим садом (г. Сент-Луис) и Академией наук Китая (Пекин) и возглавляется соответственно директором Миссурийского ботанического сада Питером Рэйвеном (Peter H. Raven) и главным редактором грандиозной «Флоры КНР» академиком У Чжен-и (Wu Zheng-yi). Вместе с тем это издание по существу является международным, так как в нем участвуют ботаники многих стран, в том числе и России.

Необходимость этого издания, как сказано в кратком предисловии редакторов к рецензируемому тому, вызвана трудностью пользования оригинальной «Флорой КНР» для большинства ботаников, не владеющих китайским языком, при том, что знание богатейшей флоры Китая чрезвычайно важно для таксономических, филогенетических, ботанико-географических и других исследований.

Как следует из введения к 17-му тому, все это издание рассчитано на 15 лет (при выпуске в среднем по одному тому каждые полгода) и в 25 его томах должно быть отражено содержание всех 125 томов полной «Флоры КНР», которая к этому времени будет уже закончена (сейчас опубликовано более 70 томов; завершение планируется к 2000 г.).

«Флора Китая», как и «Флора КНР», включает в себя все дикорастущие и культивируемые в открытом грунте сосудистые растения страны. Никаких описаний новых таксонов или новых имен и комбинаций здесь не публикуется, но таковые, уже действительно опубликованные, учитываются. Построена она совершенно аналогично «Флоре КНР». Семейства семенных растений расположены по системе А. Энглера, а папоротникообразных — по системе Цина (Ching Ren-chang), но названия семейств приводятся без их авторов и библиографических ссылок. Внутрисемейственные и внутриродовые подразделения (подсемейства, трибы, подроды, секции) используются только для очень крупных и сложных семейств и родов, таких как *Compositae* и *Carex*. Для каждого семейства приводятся краткая морфологическая характеристика, число известных родов и (приблизительно) видов, область его распространения (в самых общих чертах), а также число родов и видов, обитающих в Китае. Затем могут следовать пояснения таксономического характера, по классификации семейства, сведения об экономически важных родах, широко распространенных экзотах и т. п. Заключительной строкой служит обязательная ссылка на обработку во «Флоре КНР» с указанием ее авторов и страниц текста.

Название рода приводится с его автором и библиографической ссылкой на первоописание, иногда с важнейшим синонимом (но без ссылки). После морфологического описания указываются общее число видов рода, область его распространения и число видов в Китае. За этим могут следовать примечания по поводу классификации и таксономии. Для всех таксонов дается китайское название в иероглифической и английской (на Hanyu Pinyin) транскрипциях. Соответственно каждый том в конце снабжается тремя указателями — китайских названий (иероглифический и английский) и научных латинских (без автора). Все определительные ключи дихотомические, ступенчатые; они даны и для внутривидовых единиц (подвидов и разновидностей), если их несколько.

В характеристике вида номенклатурный абзац сокращен до минимума: приводятся только ссылка на первоописание, а в случае комбинации — и базионим, а также основные синонимы без библиографической ссылки, имеющие хождение во «флорах» соседних стран. Ссылки на «Флору КНР» нет. Морфологическое описание вида очень краткое, ограничено 130 словами. В конце его указываются месяцы цветения и плодоношения и соматические числа хромосом. Отдельным абзацем следуют лапидарная характеристика местообитания с указанием пределов высотного распространения вида (в сотнях метров над уровнем моря) и его географическое распространение по провинциям Китая, перечисляемым в порядке алфавита. Для видов с очень узким ареалом в скобках указывается более конкретное местонахождение — административный округ или горный хребет. Вслед за этим отмечается в квадратных скобках общее распространение вида по соседним странам, а если его ареал выходит за их пределы, то по континентам и регионам. Эндемики Китая обозначаются жирной точкой (bullet) в начале этого абзаца.

Отдельная строка отведена полезности растения (лекарственное, пищевое, техническое и т. п.).

Спорные вопросы таксономии, номенклатуры и синонимики вынесены в примечание. Происхождение и местонахождение типа не указывается. «Флора Китая» в отличие от «Флоры КНР» не иллюстрирована.

Авторство по каждому семейству двойное: с китайской стороны — преимущество авторов «Флоры КНР», а с американской — западных специалистов (американцев, европейцев и др.) по соответствующим таксономическим группам.

Опубликованный 17-й том «Флоры Китая» по формату (28.5 × 22.3 см) значительно больше томов «Флоры КНР» и великолепно выполнен полиграфически: на хорошей плотной бумаге, с четким, легко читаемым шрифтом, в крепком матерчатом черном переплете с золотым тиснением. Текст описаний видов расположен в две колонки.

Этот том содержит обработки 3 семейств — вербеновых, губоцветных и пасленовых и соответствует томам 65(1), 65(2), 66 и 67(1) «Флоры КНР». Авторами являются: сем. *Verbenaceae* (20 родов и 182 вида) — Chen Shou-liang и Michael G. Gilbert; сем. *Labiatae* (96 родов и 807 видов) — Li Hsi-wen и Jan C. Hedge; сем. *Solanaceae* (20 родов и 101 вид) — Zhang Zhi-yun, Lu An-wing и William G. D'Arcy.

Редакторы тома Wu Zheng-yi и Peter H. Raven.

В прежние обработки семейств внесены существенные изменения. Так, роды *Cardioteucris* C. G. Wu и *Schnabelia* Hand.-Mazz. перенесены из сем. *Labiatae* в сем. *Verbenaceae*, причем первый отнесен к синонимам рода *Caryopteris* Bunge. Два рода губоцветных упразднены: *Schizonepeta* Briq. отнесен к синонимам (?!) *Nepeta* L., а *Fedtschenkiella* Kudr. — к *Dracocephalum* L., но дополнительно включен один род *Sideritis* L. У 5 родов заменены названия: *Physaliastrum* Makino вместо *Archiphysalis* Kuang., *Anisomeles* R. Br. вместо *Epimeredi* Adans., *Isodon* (Schrad.) Spach вместо *Rabdosia* (Bl.) Hassk., *Marmoritis* Benth. вместо *Phyllophyton* Kudo (= *Pseudolophanthus* Levin) и *Panzerina* Sojak, 1981, вместо *Panzeria* Moench, 1794. (Заметим, кстати, что последняя замена едва ли была необходима в свете резолюции недавнего XV Международного ботанического конгресса о нежелательности замены по чисто формальным поводам давно установившихся и широко используемых названий таксонов).

Целый ряд видов губоцветных (например, в *Scutellaria*) сведен в синонимы, но большее их число включено во «Флору Китая». В общем количественный состав семейства изменился мало: было 99 родов, стало 96, видов — соответственно 800 и 807. Переделаны некоторые ключи, например очень громоздкий ключ для определения родов губоцветных, для определения видов крупного рода *Scutellaria* L. Словом, проделана довольно значительная работа.

К сожалению, несмотря на множество специалистов, курирующих это издание, не обошлось без досадных упущений и ляпсусов. Оказались пропущенными виды, даже числящиеся во «Флоре КНР»: *Nepeta salviaefolia* Royle ex Benth., *Panzeria kansuensis* C. G. Wu et H. W. Li. Это тем более удивительно, что соавтором второго вида является сам главный редактор обоих изданий.

Не приняты в состав «Флоры Китая» установленные для него в 5-м выпуске «Растений Центральной Азии» (1970) *Mandragora tibetica* Grub. и *Przewalskia shebbeari* (C. Fisch.) Grub. Они отнесены к синонимам *Mandragora caulescens* Clarke и *Mandragora tangutica* Maxim. соответственно со странным примечанием, где указано, что авторы не видели аутентичных материалов. Но ведь типы этих видов вполне доступны: первый находится в Кью (K), а второй — в С.-Петербурге (LE). Кроме того, детальные рисунки обоих видов имеются в цитированном издании. Не включен во «Флору Китая» и *Lycium flexicaule* Pojark. 1950, хотя в примечании к *L. chinense* он упоминается как вероятный для Синьцзяна. Между тем он уже приведен для этой территории (долина р. Или у пос. Суйдун к западу от Кульджи) в том же 5-м выпуске «Растений Центральной Азии». Мало того, принятый во «Флоре Китая» *L. cylindricum* Kuang et Lu, 1978, описанный оттуда же, по всем признакам совпадает с *L. flexicaule* и скорее всего является его синонимом.

Вообще учет русской литературы — слабое место как «Флоры КНР», так и «Флоры Китая». Невнимание к ней приводит к серьезным упущениям и заблуждениям.

Довольно много примечаний типа «This is possible the same as *Nepeta kokanica*» (к *N. supina*), «This taxon is doubtfully distinct from *Solanum dulcamara*» (к *S. hidetaroi*, *S. japonense*, *S. kitagawae*, S. *pittosporifolium*) или «Kamelin (in litt.) believes that this species is conspecific with *Scutellaria oligodonta* Juz.» (к *S. orthotricha* C. Y. Wu et Li). Но авторы обязаны были разобраться в спорных и сомнительных таксонах и выразить свое определенное мнение, ведь это издание объявлено как пересмотренное, критическое («revised»).

Как сказано выше, эндемики Китая помечены в этом издании жирной точкой. Однако так оказались почему-то помеченными многие виды губоцветных, которые распространены далеко за пределами Китая, и даже сорняки (например, *Scutellaria baicalensis*, *S. supina*, *Lagopsis flava*, *Sideritis montana*, *Nepeta cataria*).

Обусловлено обязательное цитирование базионима, но соблюдается это не всегда. Так, для *Alajja rhomboidea* (Benth.) Ikonn. он приведен, а для второго вида *A. anomala* (Juz.) Ikonn. — нет.

Надо надеяться, что подобных недоработок и огрехов не будет допускаться в последующих томах «Флоры Китая».

В заключение позволю себе заметить, поскольку мне известно об активном участии петербургских ботаников в рецензировании рукописей этого тома, что они почему-то не удостоились чести быть упомянутыми в длинном списке «Acknowledgements». Это, надо полагать, не прибавит им энтузиазма в отношении дальнейшего участия в таком трудоемком деле.

Если говорить о «Флоре Китая» в целом, то это, несомненно, ценнейшее и очень нужное фундаментальное издание. Благодаря языковой доступности и сжатости она неизбежно будет пользоваться большим спросом и популярностью у широкого круга ботаников. Каждое серьезное научное ботаническое учреждение должно обзавестись этой книгой. Конечно, она не может заменить собой оригинальную полную «Флору КНР». Здесь нет так необходимого систематикам и флористам развернутого номенклатурного абзаца с библиографическими ссылками. Отсутствуют многочисленные превосходные таблицы рисунков, которыми снабжена «Флора КНР» и которые дают о растении гораздо лучшее представление, чем любое описание. Не указываются происхождение и местонахождение типа. Большим неудобством является и отсутствие ссылки на «Флору КНР» у каждого вида: без этого нельзя узнать, какие виды в ней не числились, какие исключены (переведены в синонимы, понижены в ранге, отвергнуты как ошибочно включенные). Например, в рассмотренном 17-м томе совершенно не отражено то, что во «Флоре КНР» род *Schizonepeta* Briq. признан и числятся три его вида, так как ни сам род, ни его виды не приведены в синонимах в этом томе. Поэтому для более глубокого познания специалисту надо будет обращаться к первоисточнику — «Флоре КНР».

Тем не менее «Флора Китая» — весьма своевременное и необходимое издание, и ботаники всего света должны быть признательны и благодарны его инициаторам, организаторам и руководителям.

В. И. Грубов

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 19 I 1995

УДК 019.941 : 002.01 : 582

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 7

Н. И. Орлова. Конспект флоры Вологодской области. Высшие растения / Отв. ред. С. К. Черепанов. СПб: Алга-фонд, 1993. 262 с. Тираж 600 экз. (Тр. С.-Петерб. общества естествоиспытателей. Т. 77. Вып. 3)

V. N. TIKHOMIROV. *N. I. ORLOVA.* SINOPSIS OF THE FLORA OF VOLOGDA REGION. HIGHER PLANTS. 1993

Появление этой книги ботаническая общественность ждала давно. Огромная территория современной Вологодской обл. наконец-то стала объектом специального внимания и «удостоилась» собственного конспекта флоры. Кроме всего прочего, очень приятно читать на титульном листе издания, увидевшего свет в 1993 г.: «Труды С.-Петербургского общества естествоиспытателей», т. 77, вып. 3, и особенно — «издается с 1870 г.». Это прекрасный пример возрождения традиций, которыми мы в течение многих десятилетий пренебрегали. В угоду требованиям цензуры, разнообразных комитетов по печати, издательств, коммерческих структур и не очень подчас грамотных библиографов оказались «потерянными» многие серийные издания, в том числе и классические. Нас вынуждали придумывать названия для так называемых тематических сборников взамен всемирно известных серий «Трудов», «Мемуаров», «Анналов», «Ученых записок» и т. п., и в итоге из научного обихода оказались просто исключенными многие превосходные работы, опубликованные в этих самых тематических сборниках, особенно периферийных.

Тем отраднее возрождение «Трудов С.-Петербургского общества естествоиспытателей», но, к сожалению, содержание данного выпуска вызывает ряд критических замечаний.

Речь идет о региональной флоре. Очень хорошо и подробно изложена история ее исследования, но как-то совершенно забыт «географический фон», на котором она существует. Нет принятых в подобного рода работах характеристик природных условий региона, в особенности растительности. Отсутствуют попытки флористического районирования (распространение видов указано, насколько мы можем судить, по административным районам). Но самое досадное то, что в ущерб конкретной флористической информации книга сверх всякой меры перегружена номенклатурными цитатами. За ними по существу исчезает флористическое содержание работы. Конечно, в ряде случаев развернутые номенклатурные цитаты необходимы, и когда их корректирует такой блестящий знаток теории и практики ботанической номенклатуры, как С. К. Черепанов, они приобретают принципиальное значение: то фиксируется изменение понимания родовых границ, то утверждается авторская либо редакторская точка зрения относительно понимания и правильных названий видов и т. д. Мне, например, очень импонирует понимание в широком объеме таких таксонов, как *Polygonum aviculare* L. или *P. lapathifolium* L. (с. 164), и прекрасно, что они оснащены соответствующими цитатами, позволяющими понять, что скрывается под тем или иным названием в широком смысле. Но скажите, какую полезную информацию извлечет флорист-практик из перечисления номеров страниц, на которых в том или ином труде под одним и тем же и никогда никем не подвергнутым сомнению названием фигурирует *Lysimachia nummularia* L. (с. 168) или *Jasione montana* L. (с. 114)? А ведь эта цитация занимает львиную долю общего объема книги! Берем наудачу — *Lepidium ruderale* L. (с. 109): 6 строк заняты цитатами — от Линнея до Спасской. Нужно ли это? Сомнительно. А распространению и экологии вида посвящены всего полторы строчки, набранные очень мелким шрифтом! Вообще цитация неавторитетных изданий местного характера — дело сомнительной ценности.

Следует, пожалуй, сделать еще два замечания.

Собственно флористические сведения занимают, как уже сказано, чрезвычайно малый объем, но зато во многих случаях крупным шрифтом и со ссылками на источники, никакого отношения к флористике не имеющие, набраны сведения о том, какое это растение — лекарственное, ядовитое вообще или «особенно ядовито для лошадей» (с. 79), хотя трудно себе представить лошадей, поедающих копытень.

Не вызывает удовлетворения принятая в книге система расположения материала. Уж если принят алфавитный порядок, то безразлично, цветковое это растение или папоротник, и семейство *Onocleaceae* ради удобства читателя должно бы помещаться между *Onagraceae* и *Orobanchaceae*. А здесь — какой-то странный гибрид, причем предстоит еще догадываться, почему семейства однодольных (в алфавитном порядке!) помещены перед двудольными, почему *Alliaceae* выделены из *Liliaceae*, а *Asparagaceae* — нет, почему вопреки существующим руководствам принимаются как самостоятельные семейства *Pyrolaceae* и *Monotropaceae*, и т. д.

И все же следует приветствовать усилия по созданию сводного конспекта флоры Вологодской обл. Н. И. Орловой и всех тех, кто помогал и способствовал ей в этой работе. Сейчас мы знаем, что в области обитает не менее 1200 видов сосудистых растений (с культурными, конечно, больше). При всей лаконичности экологических характеристик они достаточно выразительны. Заслуживает похвалы попытка автора указать географические элементы флоры; это не всегда сделано бесспорно точно, но без споров в такого рода классификациях обойтись невозможно. Очень хорошо, что автору удалось избежать модного в наши дни, но мало что дающего раздела «Анализ флоры», ограничившись статистическим обзором числа видов по семействам.

Далеко не всегда соглашаясь с таксономическими трактовками автора, в частности в отношении рода *Spergula* L., обязан признать ее правоту в некоторых других ситуациях, например в трактовке рода *Pimpinella* L. Скорее всего описанный из Европы вид *P. dissecta* Retz. либо не встречается на нашей территории, либо не существует вовсе и укладывается в широкие пределы варьирования *P. saxifraga* L. Таким образом, книга, помимо своего прямого фактического содержания, дает поводы для размышлений и таксономических поисков. И крайне важны картосхемы маршрутов флористических исследований: они обнажают белые пятна, пока еще существующие на «ботанической карте» области.

Одним словом, если книга и вызывает замечания и возражения, это ни в коей мере не снижает значимости ее как очень серьезной сводки, которая, безусловно, займет важное постоянное место на полках флористических библиотек.

В. Н. Тихомиров

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Получено 1 III 1995

ХРОНИКА

УДК 582.52 : 061.3

© 1995

ВТОРОЕ МЕЖДУНАРОДНОЕ СОВЕЩАНИЕ ПО СИСТЕМАТИКЕ И ЭВОЛЮЦИИ ЗЛАКОВ

(Краснодар, 13—17 IX 1994)

V. F. SEMIKHOV, A. P. KHOKHRYAKOV. THE SECOND INTERNATIONAL CONFERENCE ON TAXONOMY AND EVOLUTION OF *POACEAE* (KRASNODAR, 13—17 IX 1994)

С 13 по 17 сентября 1994 г. в Краснодаре на базе биологического факультета Краснодарского государственного университета под эгидой Совета ботанических садов России и Российского ботанического общества состоялось Второе совещание по систематике и эволюции злаков, имевшее статус международного. В работе совещания приняли участие свыше 40 человек из Москвы, С.-Петербурга, Краснодара, Новосибирска, Томска, Волгограда, Твери, Ставрополя. Два специалиста прибыли из «дальнего зарубежья» — это проф. Hildemar Scholz из Германии (Берлин—Далем) и д-р Khidir Hilu из США (Блэксбург, Вирджиния). Международные симпозиумы и конференции, посвященные систематике и эволюции злаков, проводились неоднократно. Последнее из них (шестое) было проведено в 1986 г. в США. На нем были подведены итоги изучения систематики семейства в широком масштабе и при участии более 100 специалистов из стран Европы, Азии, Австралии, Северной и Южной Америки.

Проведенное в Краснодаре в сентябре 1994 г. совещание не претендовало, конечно, на то, чтобы являть собой этап в исследовании злаков, а ставило своей целью подведение некоторых итогов и стимуляцию дальнейшей работы в этом направлении в нашей стране. Современная ситуация в отечественной науке требует консолидации усилий ученых, работающих над проблемами систематики и эволюции злаков, восстановления нарушенных контактов и активного общения исследователей, с тем чтобы сохранить оптимизм, научный потенциал и не отрываться от мирового уровня. Первый день совещания проходил в Краснодаре в здании университета. После краткого вступительного слова председателя оргкомитета совещания проф. **А. К. Скворцова** на пленарном заседании были заслушаны 7 докладов. В тот же день участники совещания ознакомились с ботаническим садом биофака Кубанского университета. В следующие дни участники совещания переехали на биологическую станцию биофака Кубанского университета «Камышанова поляна», расположенную на северном макросклоне Большого Кавказа, между реками Курджипс и Мезмай, в средней части лесного пояса. Все дни пребывания на биостанции были заполнены интенсивной деятельностью: были заслушаны остальные доклады, а на заключительном заседании состоялась оживленная общая дискуссия. В эти же дни для участников совещания было организовано несколько экскурсий — в нижнюю часть лесного пояса, в субальпийский пояс Лагонакского плато и на Черноморское побережье у пос. Бетта, где расположена еще одна биостанция Кубанского университета.

Пленарные доклады начались с выступления **Н. Н. Цвелева** (С.-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН — БИН) «К эволюции вегетативных органов злаков». Докладчик отметил, что, согласно развиваемой ранее концепции происхождения фитомеров семенных растений, фитомеры злаков можно считать относительно примитивными из-за хорошо развитых узлов — границ между фитомерами; лист гомологичен вайе папоротников, язычок — предлисту, влагалище — основанию листьев стеблевого происхождения. В примитивном состоянии фитомеры и побеги злаков не имеют развитых междоузлий и ветвления, но способны куститься. Ползучие побеги, катафиллы, боковые почки, вытягивание междоузлий — результат высокой специализации. Основное направление дальнейшей эволюции злаков такое же, как и у других цветковых, — грандизация, одревеснение, вызванное ксеро- и криофилизацией. В докладе **А. П. Хохрякова** (Москва, Ботанический сад Московского гос. университета — МГУ) «Фитомер как основная строительная единица тела злаков» дана классификация фитомеров злаков. Выделены три типа: 1) розеточные, 2) нормальные (удлиненные), 3) эмбриональные. В двух первых типах выделены подтипы: А — полночленные, Б — неполночленные, В — модифицированные. В типе три следующих подтипа: А — генеративные, Б — вегетативные, В — смешанные. Полночленные фитомеры состоят из узла, прилегающего к нему сверху, междоузлия, листа, пазушной почки и придаточных корней. В неполночленных фитомерах не хватает какой-либо части (за исключением узла) или частей, а в модифицированных они могут быть видоизменены (например, почка заменяется цветком). По длине соломины фитомеры разного типа распределены неодинаково, а эволюция соломин злаков связана с характером их развития.

H. Scholz (Берлин, Ботанический сад и музей) в докладе «Сальтационная теория и видообразование полиплоидных злаков в антропогенных местообитаниях» высказал мнение, что среди некоторых полиплоидных видов злаков (например, пырея ползучего, ежи сборной, мятлика лукового, элеузины африканской), поселяющихся на вторичных местообитаниях, поиск гаплоидных доноров (одного или обоих родительских видов) часто безрезультатен. Поэтому H. Scholz, основываясь на сальтационной теории (авторами современного варианта которой он считает Гольдшмидта, Ван Стееписа и Тахтаджяна), формулирует следующую гипотезу: кроме гибридизации и связанной с ней полиплоидизации, при образовании новых видов злаков на антропогенных местообитаниях имеют место также и другие значительные перестройки генома (гапломные альтерации). **А. К. Скворцов** (Москва, Главный ботанический сад РАН — ГБС) в докладе «О морфологии и гомологии профиллов» высказал соображение относительно того, что у многих однодольных изначально было два профилла (предлиста), как и у двудольных, в частности у злаков, а слияние их в один двукилеватый — явление вторичное. В соответствии с этим принимается, что эпибласт зародыша злаков — один из профиллов (второй — щиток), хотя и сильно редуцированный. Колосковые чешуи злаков — также два профилла. Их предлист образовался благодаря срастанию двух трансверзально расположенных в основании пазушного побега профиллов. То же самое наблюдается у исследованных коммелиновых, многих осоковых. У последних двумя сросшимися профиллами образован мешочек, у амариллисовых — покрывало соцветия. Срастание двух трансверзально расположенных профиллов наблюдается иногда и у двудольных. Таким путем образовались, например, почечные чешуи ив. Иногда же у двудольных профиллы резко различаются. **В. Ф. Семихов** (Москва, ГБС) в докладе «Разработка системы злаков на основе биохимических признаков и некоторые этапы осуществления этого проекта», исходя из представлений о том, что современная систематика в отношении подходов и методов исследования становится дисциплиной, интегрирующей сведения всех фундаментальных наук по каждому таксону, развивает идею о том, что для осуществления нового высшего синтеза с помощью систематики растений следует оценивать положение таксонов с трех независимых, не сводимых одна к другой позиций — хемосистематики, геносистематики и традиционной систематики, соотносящихся с философскими категориями содержания, внутренней и внешней форм. Имеющийся материал и опыт работы автора в области хемосистематики дают возможность выделить ряд этапов создания биохимической модели системы семейства. **К. Hilu** (Блэксбург, Технологический университет) в докладе «Использование разнообразия ДНК и белков в систематике злаков» отмечает, что существующая концепция системы семейства значительно изменилась в связи с дополнительной информацией, в особенности с данными, полученными при изучении белков и нуклеиновых кислот. В частности, это относится к исследованиям проламинов злаков и хлоропластной ДНК. Имеется доказательство сходства *Pooideae—Oryzoideae—Bambusoideae*, с одной стороны, и *Arundinoideae—Chloridoideae—Panicoideae* — с другой. В докладе **В. Я. Нагалевского** (Краснодар, Кубанский гос. университет) «О признаках ксеро- и галоморфоза в корнях некоторых облигатных злаков галофитов западного Предкавказья» на примере одного вида элеуропуса и трех видов бескильницы установлено, что под действием засоления корни злаков приобретают черты как ксерофитизма (увеличение количества сосудов ксилемы и групп флоэмных элементов, склерофикация экзодермы, слабое развитие первичной коры, уменьшение просветов между тяжами ксилемных элементов центрального цилиндра), так и галоморфизма (слабое развитие эндодермы, центрального цилиндра, сосудов ксилемы, сильное развитие паренхимы первичной коры). **Л. П. Арефьева** (Москва, ГБС) в докладе «Изучение иммунохимических отношений злаков с остальными семенными растениями» оценивает положение злаков в системе однодольных растений и их соотношение с двудольными и голосеменными на основе иммунохимических данных. Полученные результаты не подтверждают ни одну из ныне существующих систем однодольных, в которых злаки сближаются с теми или иными семействами или порядками. Ни у одного из таксонов не был обнаружен компонент, идентичный тому, который был назван иммунохимическим радикалом злаков (ИРЗ). Но у отдельных представителей семейств однодольных имеется компонент, близкий к ИРЗ. В связи с полученными данными более приемлемой кажется точка зрения относительно того, что злаки вместе с *Liliales, Juncales, Cyperales, Typhales, Arecales* и, возможно, с некоторыми другими порядками произошли от одной или от другой группы близкородственных таксонов более или менее одновременно. Складывается также впечатление, что злаки иммунохимически более тесно связаны с голосеменными, чем с двудольными. **Л. А. Гречушкина-Сухорукова** (Ставрополь, Ботанический сад) в докладе «Поливариантность стратегии экологической изменчивости естественных популяций некоторых злаков в ограниченном ареале» представила результаты изучения экологической изменчивости костров берегового и безостого тонконога гребенчатого, ежи, овсяницы луговой и плевела многолетнего, произрастающих на высотах от 100 до 2300 м над ур. м. Обнаружено, что разные виды по-разному реагируют на экологические условия одинакового высотного градиента. **И. Т. Егорова** (Москва, Московский педагогический гос. университет — МПГУ) в докладе «Плодовитость злаков в связи с вопросами эволюции и коэволюции» отметила, что корреляционный анализ 17 изученных признаков и свойств некоторых видов злаков (костер, пырей, овсяницы красная и луговая, мятлики обыкновенный и болотный, лисохвост) в пойме р. Оки показал, что в процессе эволюционного становления видов уровень плодовитости формировался в определенной взаимосвязи и взаимообусловленности со всем комплексом биоморфологических свойств растений, в особенности эдификаторов консорций. В докладе **М. Т. Мазуренко** (Тверь, Ботанический сад) и **А. П. Хохрякова** (Москва, Ботанический сад МГУ) «Биоморфологическая классификация злаков приморской Абхазии» дана следующая классификация биоморфотипов злаков. 1 — многолетние (31 вид): А-а — вегетативно-неподвижные подземные (4), А-б — вегетативно-неподвижные надземные (4), В-а — вегетативно-подвижные подземные короткокорневищные (11), В-а — вегетативно-подвижные подземные длиннокорневищные (11), В-б — вегетативно-подвижные надземные (6); 2 — однолетние: А-б — вегетативно-подвижные надземные (6), В-б — вегетативно-неподвижные надземные безкустовые (11), В-б — вегетативно-неподвижные надземные дерновинные (14). **О. И. Молканова** (Москва, ГБС) в докладе «Вариабельность дифференциации и морфогенеза in vitro у представителей различных секций рода *Triticum*» отметила наличие межвидового полиморфизма рода *Triticum* L. в культуре ткани. При изучении вариабельности каллусообразующей способности и регенерационной активности видов пшеницы с различным геномным составом было выявлено, что однозернянки образуют регенеранты из всех типов изучаемых эксплантов. По-видимому, в геномах А, В локализованы гены, ответственные за образование каллуса и регенерантов. В докладе **О. А. Новожиловой** (Москва, ГБС) «Изучение полипептидного состава глютелинов злаков различных подсемейств» сообщалось об исследовании глютелинов семян 36 видов злаков из различных подсемейств методом SDS-электрофореза. Показано, что глютелины очень разнообразны по компонентному составу. У большей части видов компоненты расположены в области 14—67 кДа. В пределах всего семейства наблюдалась группа минорных компонентов 55—65 кДа. Четко выраженных взаимосвязей между характером ЭФ-спектра и систематическим положением таксонов не обнаружено. **М. В. Олонова** (Томск, Гос. университет) в докладе «К изучению *Poa glauca* Vahl» отметила, что этот гибридогенный вид образовался в результате гибридизации видов секций *Stenopoa* и *Poa*, в первую очередь *P. malacantha*, что произошло на северо-востоке Азии. Вследствие этого вид *P. glauca* очень полиморфен, но в качестве внутривидовых категорий можно выделить лишь скандинавскую расу, сходную с *P. nemoralis*. Гибридогенными видами, образовавшимися с участием *P. glauca*, в Сибири являются *P. argunensis, P. altaica, P. reverdattoi.* В другом докладе «Мятлики секции *Stenopoa* территории Сибири» **М. В. Олонова** выделяет две главные ветви, в основании которых находятся *P. nemoralis* и *P. palustris.* Обе дали ксерофилизованные производные: первая — *P. skvortzovii*, вторая — *P. stepposa.* Крайне ксероморфные виды *P. botryoides, P. argunesis, P. dahurica* представляют собой гибридогенный комплекс обеих ветвей. **Н. Н. Цвелев** (С.-Петербург, БИН) в докладе «О злаках (*Poaceae*) Кавказа» отметил, что на Кавказе встречается 624 вида из 150 родов. Из них аборигенных — 502, синантропных — 122, из которых 72 — культурные, 50 — адвентивные. «Коэффициент синантропизации» для злаков Кавказа — около 4. В целом флора злаков Кавказа наиболее близка к малоазиатской, в меньшей степени — к иранской. Эндемиков — 70 видов, около 14 %. Описано 3 новых для науки вида из родов *Avena, Calamagrostis, Achnatherum.* **В. А. Сагалаев** (Волгоград, Педагогический университет) в докладе «Об экологии, распространении и видовой самостоятельности *Stipa cretaceae* P. Smirn.» пришел к выводу, что это облигатный меловой вид, произрастающий на пологих задернованных склонах преимущественно южной экспозиции и характерный для мелов Среднего Дона, Общего Сырта, междуречья рек Волги и Иловли. Изучена биология цветения *S. cretacea.* **Р. А. Бадритдинов** (Новосибирск, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН — ЦСБС) в докладе «Экологическая эволюция *Festuca arundinacea* Schreb. с точки зрения антэкологии» отметил, что растения из 81 % изученных популяций (22 популяции разного географического происхождения) цвели после полудня (в 13—15 ч), а не утром. Высказано предположение, что вследствие отбора приобретен признак, препятствующий максимальному семенному воспроизведению. Наибольшими адаптивными возможностями обладают популяции с широким диапазоном изменчивости по данному признаку. **Е. И. Курченко** (Москва, МПГУ) в докладе «Системный подход к концепции вида у злаков» определила вид как реально существующую пространственно-временну́ю единицу эволюционного потока, характеризующуюся структурно-функциональными связями на организменном, попу- ляционном, ценотическом и видовом уровнях организации биологических систем и обладающую видоспецифическим ядром признаков в границах своего ареала. В докладе «Строение соцветий полевиц (*Agrostis*) в связи с биоморфологией, систематикой и филогенией» **Е. И. Курченко** и **И. Б. Седых** (Москва, МПГУ) показали сходство строения соцветий родственных видов, конвергентное сходство соцветий у видов разных секций, принцип фрагментарного копирования метамеров соцветия, а также установили, что число метамеров соцветия связано с числом метамеров вегетативных побегов.

Совещание прошло успешно и было очень полезным, особенно в связи со столь редкой в настоящее время, но столь важной для ученых возможностью общения. Необходимо отметить блестящую организацию совещания сотрудниками биофака КГУ, в первую очередь декана факультета проф. В. Я. Нагалевского. С благодарностью отмечена роль Российского фонда фундаментальных исследований, предоставившего грант на организационные расходы и публикацию материалов совещания «Систематика и эволюция злаков». (Москва: Изд-во КМК ЛТД, 1994. 95 с. Тираж 300 экз.).

В. Ф. Семихов, А. П. Хохряков

Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН
Ботанический сад МГУ им. М. В. Ломоносова
Москва

Получено 8 II 1995

CONTENTS
(BOTANICAL JOURNAL. 1995. VOL. 80. N 7)

Page

Kuznetsova T. V. The shoot archetype and phyllome position in vascular plants: historical survey 1

Oganezova G. G. On the systematical position of the families *Haemodoraceae*, *Hypoxidaceae* and *Taccaceae* (the data on the seed structure) 12

Rebristaya O. V. Vascular plants of the Bely (White) island (Kara Sea) 26

COMMUNICATIONS 37

Kozyrenko T. F., Makarova I. V. New data on the morphology of the species of the genus *Hyalodiscus* (*Bacillariophyta*) 37

Lotova L. I., Timonin A. K. On taxonomic significance of the bark anatomy in the family *Betulaceae* s. l. 39

Kazarian V. O., Palandjan V. A., Davtian V. A. On the ratio of the number of conducting elements in the petiole and the leaf surface area in plants of different life forms 50

Magulaev A. Yu. Chromosome numbers, distribution and some taxonomical problems in North Caucasus species of *Onobrychis* subgenus *Hymenobrychis* (*Fabaceae*) 55

Papchenkov V. G., Solovyeva V. V. The analysis of pond flora of the Middle Volga Region . . . 59

Rabotnov T. A. On the coenotic populations of plant species of phytocoenoses in the plant successions 67

SISTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 73

Sviridenko B. F. The new species of the genus *Cladophora* (*Chlorophyta*) from Northern Kazakhstan 73

Tsvelev N. N. The new species of the genus *Ranunculus* (*Ranunculaceae*) from European Russia 76

Kupriyanov A. N. The new species of wormwood (*Artemisia* subgen. *Artemisia*, *Asteraceae*) from Central Kazakhstan 82

Nikitin V. V. Critical notes on taxonomy and nomenclature of some European species of the section *Trignocarpea* of the genus *Viola* (*Violaceae*) 84

FLORISTIC FINDINGS 97

Efimova I. B. Addition to the marine algal flora of Arctic seas of Russia 97

Pimenov M. G., Kljuykov E. V., Khokhrjakov A. P. New records of the *Umbelliferae* in the North-Eastern Anatolia (Turkey) 100

Verkholat V. P., Neshataev V. Yu., Prokhorenko N. B. On the records of *Desmodium oldhamii* (*Fabaceae*) in the Primorye Territory 108

Nechaeva T. I. On floristic findings in the Primorye Territory 110

Abankina M. N., Goncharova S. B. The new and rare species of vascular plants of Moneron island (Japanese sea) 111

CHROMOSOME NUMBERS 115

Muratova E. N. Chromosome numbers in some species of the *Pinaceae* family 115

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 116

Grubov V. I. (*A review*). Flora of China. 17. 1994 116

Tikhomirov V. N. *N. I. Orlova.* Sinopsis of the flora of Vologda region. Higher plants. 1993. . 120

CRONICLE 122

Semikhov V. F., Khokhryakov A. P. The Second international conference on taxonomy and evolution of *Poaceae* (Krasnodar, 13—17 IX 1994) 122

СОДЕРЖАНИЕ
(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1995. Т. 80. № 7)

Стр.

Кузнецова Т. В. К истории развития представлений о плане строения побега сосудистых растений и о месте филлома в нем . . . 1

Оганезова Г. Г. К вопросу о систематическом положении семейств *Haemodoraceae*, *Hypoxidaceae* и *Taccaceae* (по данным структуры семени) . . . 12

Ребристая О. В. Сосудистые растения острова Белого (Карское море) . . . 26

СООБЩЕНИЯ . . . 37

Козыренко Т. Ф., Макарова И. В. Новые данные о морфологии современных видов рода *Hyalodiscus* (*Bacillariophyta*) . . . 37

Лотова Л. И., Тимонин А. К. О таксономическом значении анатомических признаков коры в семействе *Betulaceae* s. l. . . . 39

Казарян В. О., Паланждян В. А., Давтян В. А. О соотношении числа проводящих элементов черешка и площади листовой поверхности у растений разных жизненных форм . . . 50

Магулаев А. Ю. Хромосомные числа, распространение и некоторые вопросы таксономии видов *Onobrychis* подрода *Hymenobrychis* (*Fabaceae*) Северного Кавказа . . . 55

Папченков В. Г., Соловьева В. В. Анализ флоры прудов Среднего Поволжья . . . 59

Работнов Т. А. О ценотических популяциях видов растений, входящих в состав фитоценозов, сменяющих друг друга при сукцессиях . . . 67

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ . . . 73

Свириденко Б. Ф. Новый вид рода *Cladophora* (*Chlorophyta*) из Северного Казахстана . . . 73

Цвелев Н. Н. Новые виды рода *Ranunculus* (*Ranunculaceae*) из Европейской России . . . 76

Куприянов А. Н. Новые виды полыни (*Artemisia* subgen. *Artemisia*, *Asteraceae*) из Центрального Казахстана . . . 82

Никитин В. В. Критические заметки по таксономии и номенклатуре некоторых европейских видов секции *Trignocarpea* рода *Viola* (*Violaceae*) . . . 84

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ . . . 97

Ефимова И. Б. Дополнение к флоре морских водорослей арктических морей России . . . 97

Пименов М. Г., Клюйков Е. В., Хохряков А. П. Новые находки *Umbelliferae* в Северо-Восточной Анатолии (Турция) . . . 100

Верхолат В. П., Нешатаев В. Ю., Прохоренко Н. Б. О находках *Desmodium oldhamii* (*Fabaceae*) в Приморском крае . . . 108

Нечаева Т. И. О флористических находках в Приморском крае . . . 110

Абанькина М. Н., Гончарова С. Б. Новые и редкие виды сосудистых растений острова Монерон (Японское море) . . . 111

ЧИСЛА ХРОМОСОМ . . . 115

Муратова Е. Н. Числа хромосом некоторых видов семейства *Pinaceae* . . . 115

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ . . . 116

Грубов В. И. (*Рецензия*). Флора Китая. Т. 17. 1994 . . . 116

Тихомиров В. Н. *Н. И. Орлова.* Конспект флоры Вологодской области. Высшие растения // Отв. ред. С. К. Черепанов. 1993. . . . 120

ХРОНИКА . . . 122

Семихов В. Ф., Хохряков А. П. Второе международное совещание по систематике и эволюции злаков (Краснодар, 13—17 IX 1994) . . . 122

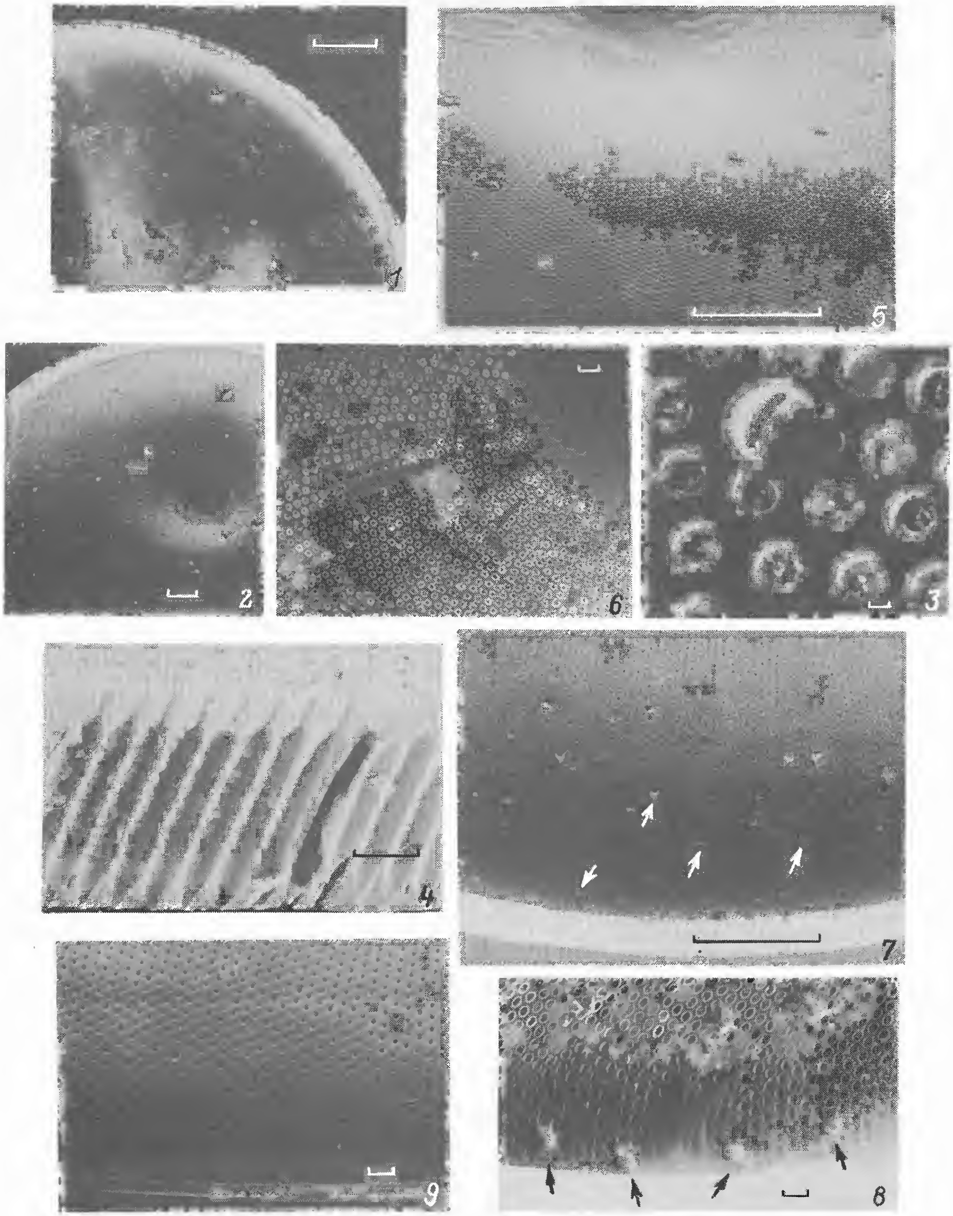


Таблица I. *Hyalodiscus ambiguus* (СЭМ).

1, *9* — наружная поверхность: *1* — структура лицевой поверхности створки, *9* — структура периферической зоны и загиба створки; *2—8* — внутренняя поверхность створки: *2* — часть створки с многочисленными двугубыми выростами, *3* — слом створки с локулярными ареолами, *4* — ареолы с ротой и двугубый вырост, *5*, *6* — фрагменты центральной части створки, *7*, *8* — двугубые выросты периферической зоны и краевого кольца (стрелки). *1* — Таманский п-ов, миоцен; *2—9* — Черное море. Масштабная линейка: *1*, *2*, *5*, *7* — 10; *3*, *4*, *6*, *8*, *9* — 1 мкм.

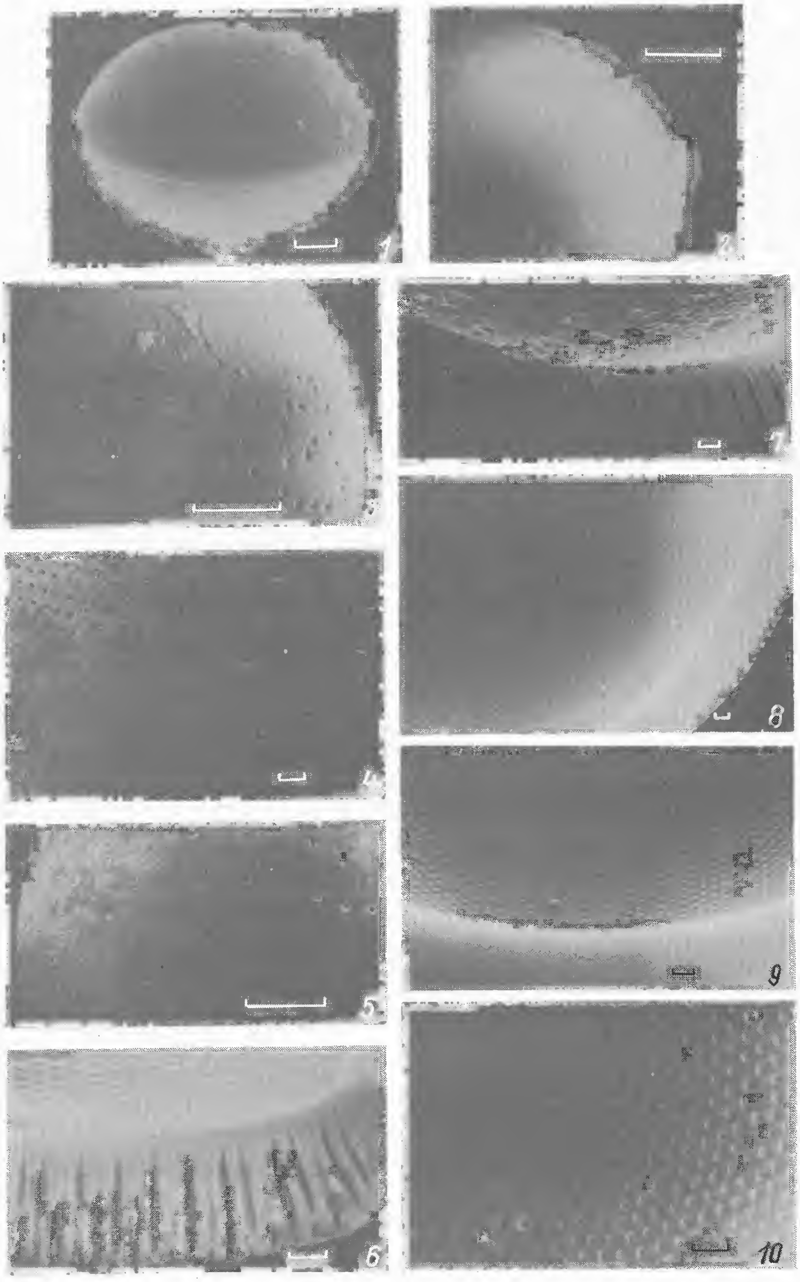


Таблица II. *Hyalodiscus radiatus* (СЭМ).

1—5 — наружная поверхность: *1*, *2* — панцирь, *3—5* — структура лицевой поверхности створки; *6—10* — внутренняя поверхность створки: *6*, *7* — слом створки с локулярными ареолами, *8* — часть створки с двугубыми выростами, *9* — двугубые выросты краевого кольца, *10* — двугубые выросты периферической зоны. Западная Сибирь, палеоген. Масштабная линейка: *1—3*, *5* — 10; *4*, *6—10* — 1 мкм.

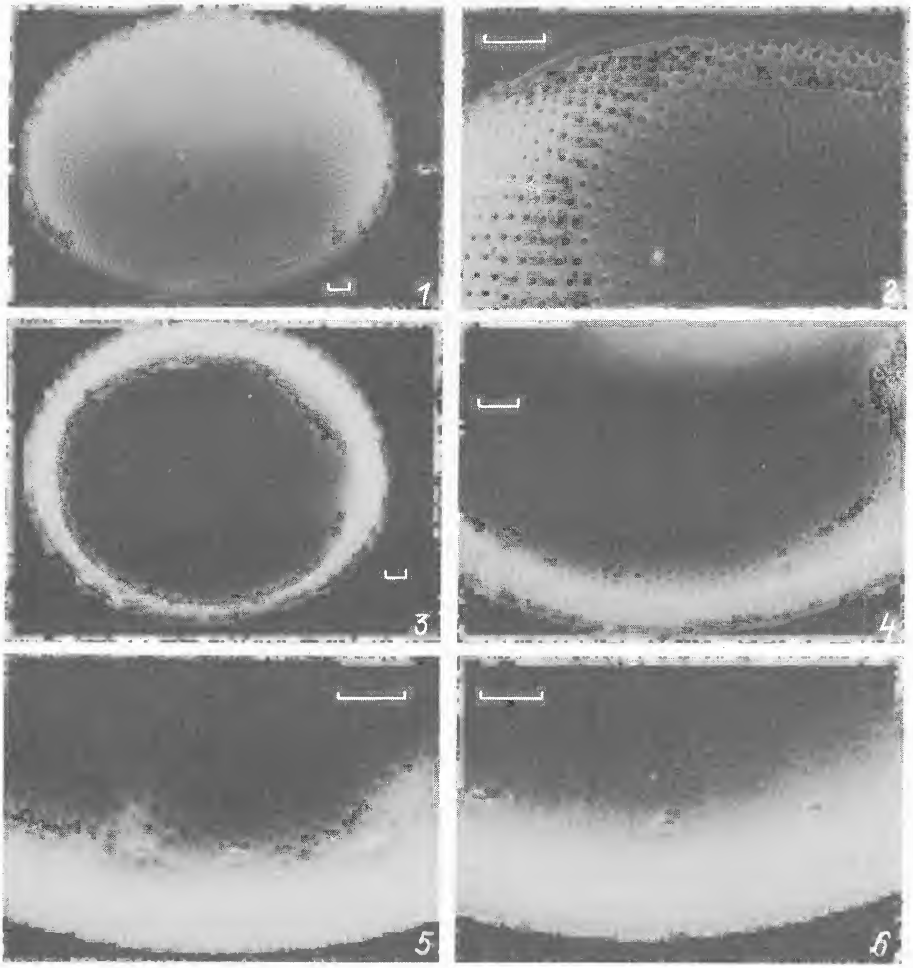


Таблица III. *Hyalodiscus scoticus* (СЭМ).

1, *2* — наружная поверхность: *1* — створка, *2* — структура периферической части и загиба створки; *3—6* — внутренняя поверхность: *3* — структура внутренней поверхности створки, *4—6* — двугубые выросты краевого кольца. Черное море. Масштабная линейка: *1—6* — 1 мкм.

К с. 38

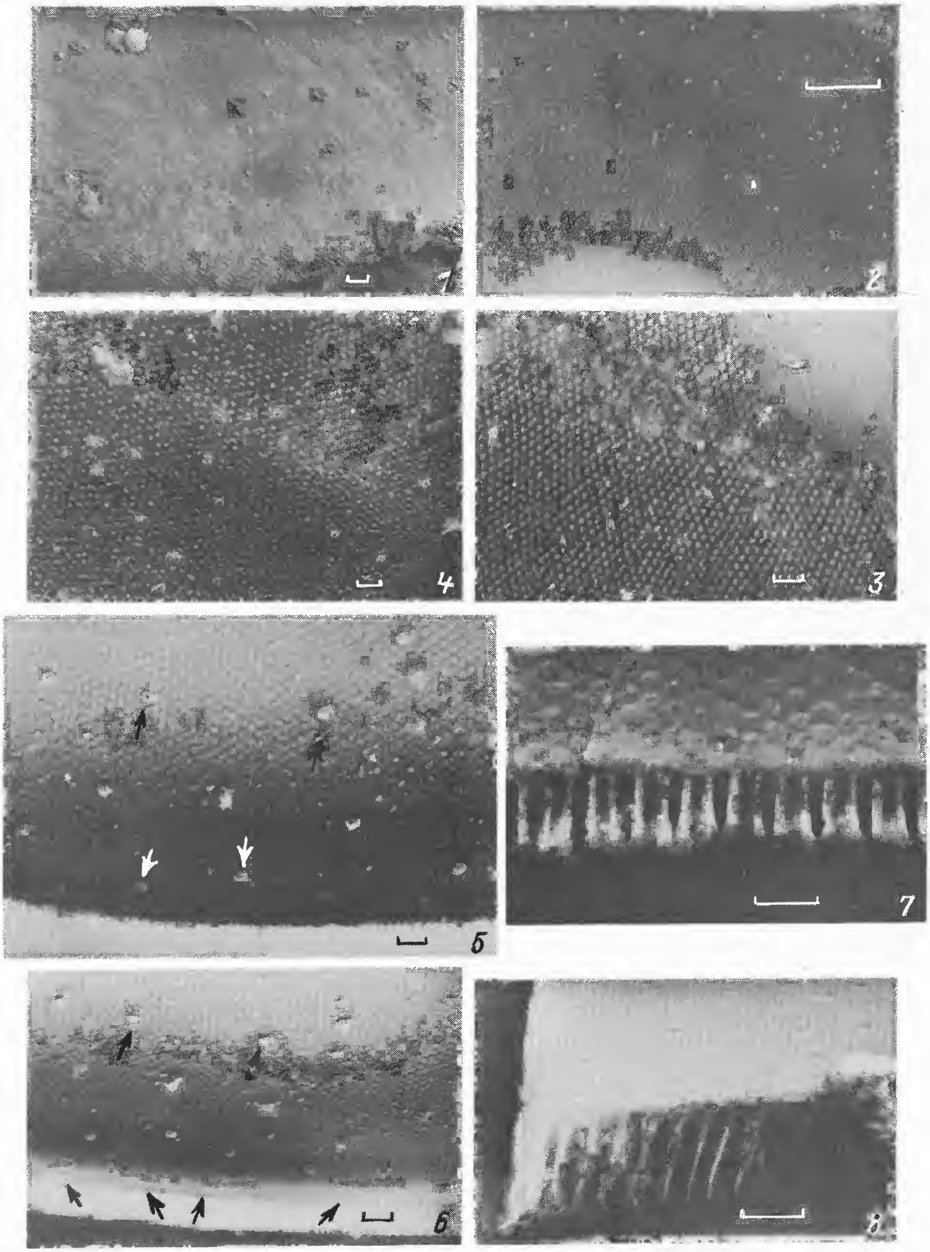


Таблица IV. *Hyalodiscus subtilis* (СЭМ).

1 — наружная поверхность: структура периферической части и загиба створки; *2—8* — внутренняя поверхность: *2* — часть створки с многочисленными двугубыми выростами, *3*, *4* — структура внутренней поверхности, *5*, *6* — двугубые выросты периферической зоны и краевого кольца (стрелки), *7* — слом створки с ареолами периферической зоны, *8* — слом створки с замкнутыми ареолами пупка. О-в Итуруп, Охотское море. Масштабная линейка: *1*, *3—8* — 1; *2* — 10 мкм.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1995. Т. 80. № 7. 1—128